



TITLE:

# 色と形の知覚の精神物理学的研究(Dissertation\_全文)

AUTHOR(S):

高橋, 成子

---

CITATION:

高橋, 成子. 色と形の知覚の精神物理学的研究. 京都大学, 1993, 博士(文学)

ISSUE DATE:

1993-03-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3066287>

RIGHT:

(2)

# 色と形の知覚の精神物理学的研究

高 橋 成 子

# 目次

序文		頁		
		1	～	5
第1章	色知覚現象の反対色特性による分析			
1節	色の三色性と反対色性	7	～	8
2節	反対色過程の精神物理学的測定の原理と方法	9	～	12
3節	ベゾルト・ブリュッケ効果	13	～	20
	図表	21	～	24
4節	刺激の大きさと色知覚	25	～	31
	図表	32	～	34
5節	アブニー効果	35	～	40
	図表	41	～	44
第2章	赤－緑、黄－青反対色過程の分析			
1節	反対色過程の非線形性とS錐体と L、M錐体の相互作用	45	～	56
	図表	57	～	60
2節	赤－緑反対色系の色－空間感度	61	～	71
	図表	72	～	78
第3章	色と形：知覚の体制化における色の役割			
1節	色と形態の相互依存性	79	～	81
2節	図－地布置図形でみられる正の色残像効果	82	～	90
	図表	91	～	94
3節	主観的輪郭線知覚	95	～	110
	図表	111	～	120
4節	ネオン・カラー効果	121	～	128
	図表	129	～	132
5節	色の形の知覚	133	～	136
	図表	137	～	139
第4章	結言	141	～	143
謝辞		144		
文献		145	～	159

## 序文

### 【知覚の定義】

知覚は、感性的な所与と範疇的・図式的・符号的な構造との関係の上に成立し、状況（刺激事態）を意味をもった内的な知覚世界として構成するものであると定義することができる。知覚は、一群の事象を相互に関係づけ個々の事象を全体の中に位置づけるという働きに関与しており、一般的な認識機能の一つの位相である。現前の事象に含まれる関係の直接的な把握を司る心的過程である知覚は、関係が現前の事象以外の手がかりによって把握され外的な反応として他者にコミュニケーションされるものである判断過程とは区別される。更に、知覚は産出的（productive）でないという点で、記憶や想像・思考過程などと区別される。もちろん、現実には、知覚に対応する心的過程を精神活動の独立な過程として区別し取り出すことはできないし、また、記憶・想像・思考が知覚に影響を及ぼすことは明かであるが、客観的・行動的な立場から心理学的に知覚の問題を取り上げる場合に、上にあげた定義及び区分は妥当なものであると考えられる。

### 【視知覚研究の沿革と本研究の目的・意義】

知覚は、感性的な所与を受容する感覚器官により、視覚・聴覚・味覚・嗅覚・触覚等といった異なる性質の知覚体験を生じる。人間の場合には特に視知覚が発達しており、外界の情報の8割を視知覚により得ているといわれている。人間の感覚のうちで最も高度に発達した視知覚は、客体化という特徴をもっている。見るということは、はっきりした事物を見る事を意味するという事実を、我々は当然のことと考える。視知覚の主な機能は、見ることのできる外界の認知と、その中での方向づけであり、このことは、人間の場合、種々様々の事物を認知し、その中で自分を方向づけることを意味する。視覚は、或る事物の持つ多くの特徴を、同時に、もしくは非常に速く、次々と把握することを可能にし、その点では他のいかなる感覚よりも優れており、また、遠方のものも近く



のものも含めて、多くのものを把握することを可能にしてくれる。

視知覚過程により構成され我々が体験する知覚世界は多次元的構造をもっており、様々な知覚属性または次元の複合体である。日常生活の中で”見えるもの”は何であるかを記述してみると、

- 1) 全ての事物は、あるものは遠くに、あるものは近くに、現前の空間（視空間）に位置づけられる。
- 2) 視野の中には、様々な形や構造が見える。
- 3) 見えるものは、全てある”色”という性質を持ったものとして見える。
- 4) 事物の色を知覚するのと同じ直接性（immediacy）で、照明を理解することができる。事物に対してのみならず、事物の間の空間は照明されたものとして認識される。
- 5) 事物を対象物として知覚するだけでなく、それらの材質（material）を認識することができる。
- 6) 視野の中には、通常動きがみえる。

このような視知覚の様々な側面は、心理学的研究の個別の分野として、それぞれ、空間の知覚、奥行き知覚、形態知覚、構造の知覚、色知覚、運動知覚として扱われてきた。

本研究は、色知覚・形態知覚・構造の知覚の分野に属し、色に関係した視知覚現象を対象とする。特に、知覚の基本的な役割は現前の諸事物・諸事象の範疇化・符号化であるという観点から、多様な刺激事態を特定の知覚対象へと分節化する過程において、色の果たす役割について明らかにすることを目的とする。

日常的経験では、色は事物の性質として認識される。「緑の葉」、「赤い林檎」、「白い紙」、「青い空」といった言語表出で表現される知覚体験において、「緑」、「赤」、「白」、「青」といった色は、主観的な経験の性質というよりはむしろ、客観的な事物の性質とみなされる。通常の人々にとって、見えている”色”はそれ以上何も説明を要するものではないし、人々は”見えている色”を特別に内的に構成された心理学的性質として考察の対象とすることはない。このことの理由は、私達は日常場面の中では、純粋な色の質を知覚することは決してなく、むしろ、常に、特定の知覚的構造との関連、文脈の中で

色を経験しているという事実による。

本研究では、このような知覚の世界の実体的な現実性を出発点として、現象とそれを引き起こす物理的・生理的・心理的諸過程の間の関係を見いだすことを第一の目的とする。心理学的観点からは、色とは明るさ・色相・飽和度（彩度）という3つの知覚的な属性ないし次元から構成される複合体であり、それを引き起こす光のもつ特定の物理的な属性ないし次元と精神物理学の対応関係をもつ。この精神物理学の対応関係は、純粋な色の質の知覚を可能にする事態を実験室的に造りだすことによって明らかにすることができる。色の精神物理学的測定では、暗室の中で光学的に無限遠に知覚されるように提示される単色光を刺激として観察することにより、空間定位、文脈を除いて純粋な色の印象そのものを扱うことができる。このような方法により、刺激のどのような物理的性質が、視覚系のどのような機能により、どのような心理学的性質を生じることかということが明かとなる。これにより、現前の事物のもつ物理的性質を契機として、色の知覚が生成されていく過程、および、そのような心理的過程が様々な刺激事態で示す動態を明らかにすることができる。

先にも述べたように、我々は、常に、特定の知覚的構造との関連、文脈の中で色を経験している。それらは、ある”対象の色”であったり、或は、”ある空間を満たす色”であり、視覚的世界の他の現象的側面と統合されている。本研究の第二の目的は、このような知覚世界の実体的な現実性を、色知覚現象を中心として実験心理学的に解明することである。このような観点から重要な問題は、色に関係する空間要因、または、色において効果をあらわす空間要因の問題である。知覚世界では、空間は常に色づいた形の中に表現されるものであり、様々な形は色で分化され、空間の中で定位され、逆に、色の見えの様相は形及び空間の性質により変化する。従って、空間要因は我々が受ける色の印象を決定する重要な部分である。さらに、知覚の体制化によって成立する事物の性質としての色の認識は、同時に照明の認識を伴う。光学的・美学的経験としての世界では、色の物体と照明との共同作業から様々な美が導き出される。照明の経験に現れる色は、知覚される視空間の性質を決定する重要な要因である。

近年の知覚研究では、知覚現象の根拠となる生理的機構・機能の解明に重点

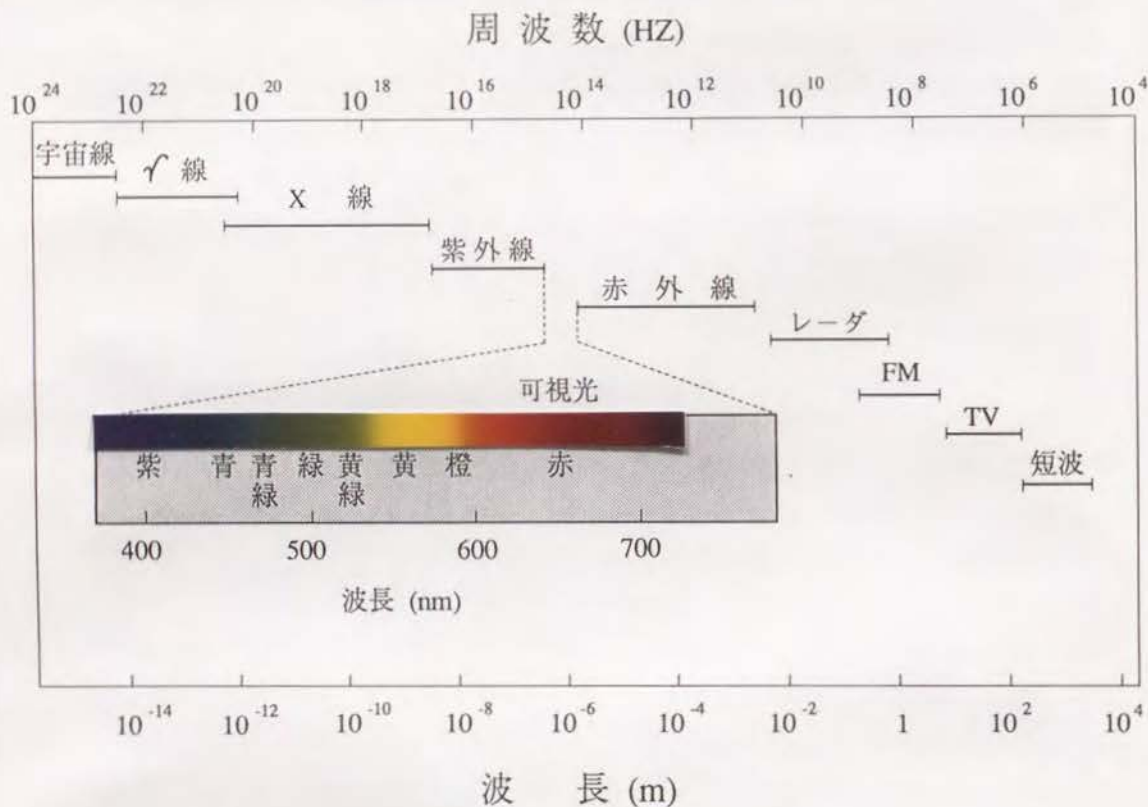


が置かれ、色知覚の研究は純粋な色の質の知覚を主な対象とし、形態知覚・空間の知覚の研究では色に関心が持たれることが少なかった。本研究は、実際に見ることができるもののなかで、何が全体の構造に関して重要な役割を果たしているかを実験的に決定することが知覚研究の目標であるという立場から、知覚世界における、体制化された構造（Gestalt）、微視的構造（対象表面）、巨視的構造（空間の中での定位）と色の間の相互的な関係を説明する基本的原理を明かにする。すなわち、観察される対象の内的体制化において、色という知覚属性の果たす役割、および、それがどのような機構を基盤にして成り立つかを明らかにする。

#### 【本研究の内容】

本論文は4章から構成されている。まず第1章は、純粋な色の質の知覚に関する問題を反対色特性を通して扱う。色は、色相・明るさ・飽和度という3つの知覚属性の複合体であるが、これらの知覚属性は物理的な波長・強度・純度の次元と精神物理学の対応関係をもつ。この対応関係を媒介し、物理的秩序である波長・強度・純度を知覚的秩序である色相・明るさ・飽和度として表象する基本となるのが反対色過程である。この表象機能を考える時に、重要な知覚現象として知覚属性間の相互作用を示すベゾルト・ブリュッケ効果、アプニー効果、面積の効果等がある。これらの色知覚現象を反対色特性を通して精神物理学に検討することにより、反対色過程が、物理的秩序を再構成・組織化して知覚秩序としての色の心理学的性質を創出するのに重要な役割をしていることを明かにする。特に、反対色過程の非線形性、空間要因の及ぼす効果の重要性を明かにする。次に第2章では、この反対色過程の非線形性と、反対色過程への空間変数の効果について検討する。非線形性は色の3知覚属性の性質及び属性間の関係を決める反対色過程の性質であり、これは、色の知覚属性がどのように生成されるかという問題に深く関わっている。反対色過程の非線形性を多角的に検討することによって、非線形性がなぜ生じるのか、そして、非線形性は色知覚現象にどのように現れるのかを明かにする。空間変数の効果は、色と形態の相互依存性の分析の基礎となるものであり、色の知覚属性を決める反

対色過程によって形態がどのように表象されるのかという問題に深く関わっている。実験により明かにされる特性は、反対色過程が動的な過程であり、空間・色・明るさといった知覚的手がかりが知覚表象の過程で多岐的・相補的な役割をする基礎となることを明らかにする。以上の知見を基に、第3章では、知覚の体制化における色の役割を、色と形態の相互依存性を示す知覚現象の実験的検討によって明らかにする。図と地の布置による色残像現象、主観的輪郭線知覚、ネオン・カラー効果といった錯視現象について、これを規定する幾何学的要因・明るさの要因・色の要因を実験的に分析することにより、色と形の相互依存性がどのような機構を反映しているのかを明かにする。更に、知覚の体制化、形態の認知の基礎となる諸現象に共通に見られる反対色過程と明るさ系の相互作用から、色が空間性を与えられる機構について考察する。第4章では、以上をまとめて結言とした。



## 第1章 色知覚現象の反対色特性による分析

### 1節 色の三色性と反対色性

色見えを記述する最も基本的な概念は、色相、明るさと飽和度（彩度）である。すべての色の質は、これらの3属性によって記述できる。色相は、それは、赤か、黄色か、緑か、青か、紫かなどといったことを決定する色知覚の心理学的属性である。明るさは、暗い—明るいという量的な連続体の上に位置づけることができる色知覚の心理学的属性である。飽和度（彩度）は、無彩色（achromatic、colorless）知覚からの差の程度を決定する色知覚の心理学的属性である。一方、色光は物理的には波長、輝度、純度（分光組成）の3属性ないし次元で記述される。これらの3物理属性に対してそれぞれ色相、明るさ、飽和度が対応関係をもつ。しかし、ここで重要なことは、この関係は単なる対応関係であって、色の知覚的属性は刺激の物理的属性とは一対一対応はしないという事実である。同一純度をもつ様々な色光は知覚的には同じ飽和度の色としては見えず、輝度の等しい色光は知覚的に等しい明るさには見えない。更に、ある波長の光の輝度を変化するとその光の色相は変化する。これは、Bezold-Brücke hue shift とよばれる色知覚現象である。また、ある光の色相は、白色（無彩色）光を混色することによって純度を低下すると変化する。この色知覚現象は、Abney hue shift として知られている。また、ある光の色相は、刺激の大きさによっても変化する。このような色知覚現象は、物理的な次元に対応してどの様に知覚次元が生成されていくか、という知覚の基本的機構を明らかにする糸口となる。視知覚の特徴である客体化、及び、知覚の機能である現実の吟味機能を考えると、知覚的秩序と物理的秩序の対応関係を理解することは重要である。また、色知覚で知覚的属性が刺激の物理的属性とは一対一対応はしないという事実は、知覚世界は外界の単なる反映ではなく、知覚は積極的に構成し、組織化する過程であることを示している。本章では、このような知覚過程の性質を明かにする。

人間の色知覚の基本的特性は、三色性と反対色性の二重性である。混色実験で明かにされる事実は、スペクトル色は数学的に3原色の和と等価なものと



して表現できるということである。この混色における3原色の概念が三色性といわれるものであり、この三色性は、スペクトル上の異なる波長に最大感度をもつ3種の光受容器（錐体）の光吸収が色知覚の源であるという事実に基づいており、視知覚の限界を決定する厳密な生理学的事実である。この限界とは、まず第一に、人間の見ることのできる光はスペクトルの400nmから700nmに限られている。これがいわゆる可視光である。この波長領域以外の光（電磁波）は、人間の眼に入ったとしても何の感覚も生じない。第二の限界は、人間の見える色は全て、赤・緑・青の3原色の混色で作ることができるということである。ここで重要なことは、三色性は、混色による等色でみられる知覚現象を支配する原理であり、色知覚は3種の錐体の光吸収に始まるという事実を反映している知覚現象であるが、知覚体験の内容である「赤い」、「明るい」、「白っぽい」といった”色見え”とは直接結び付かないことである。なぜならば、単独の錐体の反応自体は”色盲”であるからである。錐体の反応は、Rushton(1962)の”単一変数の原理”(The Principle of Univariance)に支配されており、刺激は強度と波長という2次元で変化しても、錐体の反応は1次元で変化する。従って、錐体では、視覚的效果を生成する吸収光量子の有効性は刺激である光量子の波長とは関係せず、光強度の変化と波長の変化は錐体の反応では同様の変化となる。これに対し、知覚体験としては、光強度の変化は明るさの変化であり波長の変化は色相の変化である。この意味で、単一変数の原理によれば錐体は色相と明るさに対応するような色を弁別しない。3種の錐体が存在しても、それぞれが独立に単一変数の原理によって反応するだけでは色の知覚は成立しない。従って、異なる種類の錐体の反応を比較する神経機構が存在しなければ、色知覚は成立しない。

色刺激の見え、即ち色知覚の現象的側面の本質的な性質は反対色性である。反対色性とは、心理学的4原色といわれる赤と緑、黄と青、そして白と黒、明と暗はそれぞれ互いに拮抗的な性質をもつという事実、である。反対色性は、反対色過程、即ち異なる種類の錐体の反応を比較する過程、の性質を反映した知覚現象である。本章では、先にあげた純粋な色の質の知覚における色知覚現象を、反対色過程と関連づけて検討することによって、色の知覚属性の生成過程を明らかにする。

## 2節 反対色過程の精神物理学的測定の原理と方法

反対色過程の最も基本的な特性は、次のような色知覚現象に現れる(Hering, 1878)。

### 1) 心理学的4原色

観察者に固有色をあげるように指示すると、一致して赤・緑・黄・青の4色をあげる。これらの色はこれ以上還元できない心理学的原色である。

### 2) 赤と緑の拮抗

色は、赤か緑かどちらでもないかによって分類できるが、赤と緑は同時に一つの色の属性とは成り得ない。もし、赤味を持った色光に緑色光を混色して緑色光の輝度を増加すると、混色光の見えの赤味は減少し、消失し、最後に緑に見える。赤が消え、緑がまだ見えてこない点では、色は黄色（橙+緑）、青（紫+緑）または白（赤紫+黄緑）である。

### 3) 黄と青の拮抗

色は、また、黄か青かどちらでもないかによって分類できるが、黄と青は同時に一つの色の属性とは成り得ない。もし、黄味を持った色光に青色光を混色して青色光の輝度を増加すると、混色光の見えの黄味は減少し、消失し、最後に青に見える。黄が消え、青が見えてこない点では、色は赤色（橙+青）、緑（黄緑+青）、または白（黄緑+紫）である。

このような色知覚現象にみられる反対色性から、赤-緑と黄-青の知覚過程は対になっており、それぞれの中で2つの成分は拮抗的または反対の性質を持つという仮説が導かれた。従って、ある大きさの赤反応は、それと同じ大きさの緑反応を引き起こす刺激によって打ち消され、ある大きさの黄反応は、それと同じ大きさの青反応を引き起こす刺激によって打ち消される。この性質に基づけば、それぞれの色反応の大きさを量として表現するために零位法（null method）を用いるという実験手法が可能となる。零位点は、ある光に緑色光を混色してその赤味が丁度打ち消された時、または、ある光に青色光を混色してその黄味が丁度打ち消された時に得られる。このような零位点は、反応均衡（response equilibrium）と呼ばれる。すなわち、赤-緑反対色性については赤/緑均衡であり、黄-青反対色性については黄/青均衡である。この零位点を



決定することにより、ある色相、例えば赤を引き起こす光の強度（輝度）を、丁度同じ大きさの反対色相、この場合は緑を引き起こす光の強度と関係づけることができる。このような定量的評価を色相打ち消し法（hue cancellation technique）と呼ぶ。

色相打ち消し法によれば、以下に示すように、実験的操作が数学的な演算子として形式的に表現できる（Jameson & Hurvich, 1955, Krantz, 1975）。

a を赤味をもつ刺激とし、b を緑味をもつ刺激とする。もし別の刺激 c が赤／緑均衡色でなければ、c は赤味がかって見えるか緑味がかってみえるかのどちらかである。c が赤味がかってみえる場合は、 $c + (t * b)$  が赤／緑均衡となるような正のスカラー量 t が存在する。ここで、+ と \* はそれぞれ実験操作的に定義される。すなわち、 $a + b$  は 2 つの光 a と b の加法混色から成る光、または、波長毎のエネルギーの和である。また、 $a * t$  は、a に含まれる各波長のエネルギーを一定数 t 倍変化することによって得られる光である。もし c が緑がかって見えれば、ある  $t > 0$  に対し、 $c + (t * a)$  は赤／緑均衡である。通常、光 c はテスト光と呼ばれ、光 a と b はキャンセル光と呼ばれる。色相打ち消し法で得られる測度はテスト光に対するキャンセル光のエネルギー比で表現され、反対色反応（chromatic response, opponent-color response または chromatic valence）と呼ばれる。

スペクトルの色の中には、その色相が赤－緑反対色性または黄－青反対色性のどちらかについて均衡であるものがある。これらの色は、固有色（unique hues）と呼ばれる。固有色の波長を決定したいくつかの実験がある（Hurvich and Jameson, 1955; Boynton and Golden, 1965; Sternheim and Boynton, 1966; Werner and Wooten, 1979; Takahashi and Ejima, 1983 a）。これらの結果は、一致してスペクトル上には 3 つの固有色が存在することを明らかにしている。図 1・2・1 には 3 つの固有色の波長（スペクトル上の位置）を示している。固有色青と固有色黄は赤－緑均衡であり、固有色緑は黄－青均衡である。スペクトル上に固有色赤は存在しない。これは、スペクトルの長波長端のどんな単色光もすべて黄味がかって見えるためである。

色相打ち消し法を含む色の精神物理学的測定では、刺激はマックスウェル視光学系により提示される。図 1・2・2 に示したのは、本研究で用いた 5 チャ

ンネル・マックスウェル視光学系の構成図である。光学系は、5 個の光源から成るが、キセノン光源（ $S_3$  と  $S_5$ ）は定電流電源で駆動する。これらの光源から得られる光線は、熱吸収フィルターと色温度変換フィルターを通して白色光となり、あるいは熱吸収フィルターと干渉フィルターを通して単色光となる。他の 3 光源は、ハロゲン・タングステン・フィラメント光源である。これらの光源から得られる光線は分光器（ $M_1$ 、 $M_2$ 、 $M_3$ ）により任意の波長の単波長光（単色光）となる。分光器は単波長光の半値幅が 6 nm になるように設定されている。これらの光は、図に示すようにビームスプリッターで混色され、またアクロマティック・レンズで平行光線とされる。アパーチャー（ $A_{p2}$ ）により刺激の大きさが定義され直径 2 mm の人工瞳孔上に焦点を結ぶ。刺激は人工瞳孔を通してマックスウェル視で提示される。刺激の提示時間はシャッターで制御される。光の強度は、濃度フィルターおよびハロゲン光源へ供給する電圧を制御することにより制御される。被験者の眼の位置は、x-y-z 軸移動可能な嚙み板を嚙むことにより頭部を固定して維持する。

光の網膜照度は微小照度計で測光し、Westheimer(1966)による手続きで評価する。単色光の放射光束（エネルギー）はマックスウェル像でエネルギー計を用いて測定する。分光器の波長設定精度は水銀ランプで、濃度フィルター等の分光特性は分光光度計でそれぞれ校正する。



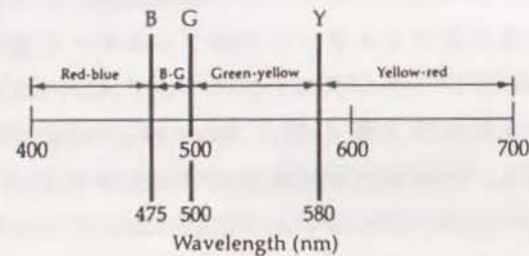


図 1・2・1 スペクトルと固有色

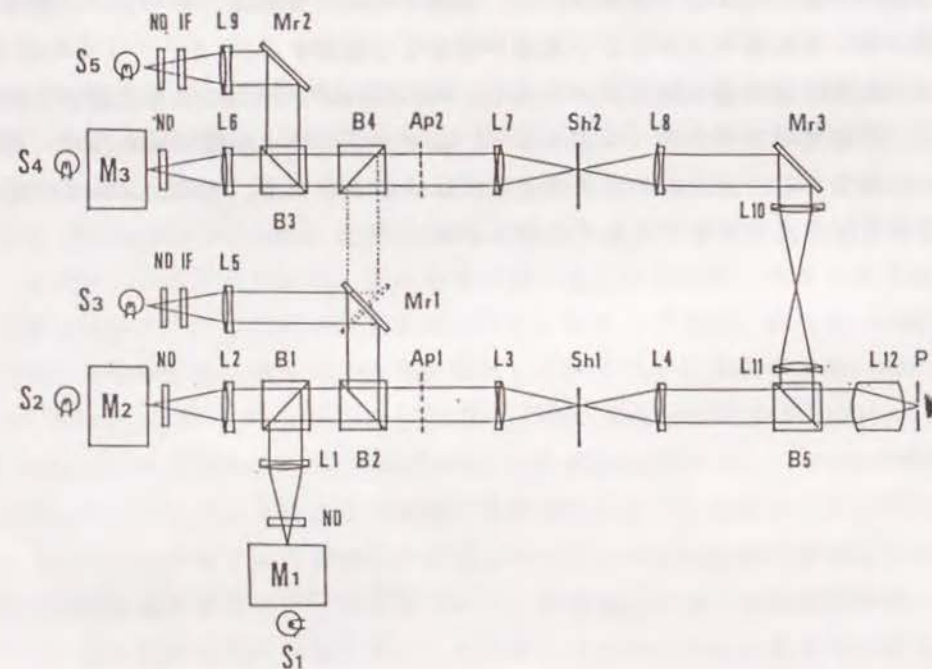


図 1・2・2 マックスウェル視光学系

### 3 節 ベゾルト・ブリュッケ効果 (Bezold-Brück hue shift)

ある光の色相を決定する物理的属性は波長である。スペクトル上で短波長から長波長に変化する単色光は、波長の変化に対応して紫・青・青緑・緑・黄緑・黄・橙という色相の変化を生じる。また、ある分光組成をもった光の色相は、主波長によって決まる。しかし、この色相-波長の精神物理学対応は一对一ではなく、知覚的属性である色相は波長以外の物理的属性である強度、純度によって影響を受ける。ベゾルト・ブリュッケ効果とは、一定の波長または一定の分光組成をもった光の色相が刺激強度の変化に伴って変化する色知覚現象である。この現象は、物理的な強度と波長の次元がどの様にして明るさと色相という知覚的次元として表象されるのかという問題を解く糸口となる現象である。

この強度に依存した色相の変化は、光強度の増加に伴い黄または青味が赤または緑に比べてより強く感じられる方向で生じる。例えば、波長が600 nmの単色光は橙に見えるが、強度を増加するとより黄色っぽく見える。また430 nmの単色光は紫に見えるが、強度を増加するとより青みが増して見える。従って、強度を変化した時に一定色相に見える波長の軌跡を求めると、その軌跡は直線とはならない。しかし、スペクトルの中で強度に依存した色相の変化を起こさない特異な波長が存在し、それらは不変色 (invariant hues) と呼ばれる (Purdy, 1931; Walraven, 1961; Boynton and Gordon, 1965; Coren and Keith, 1970; Savoie, 1973; Cohen, 1975; Nagy and Zacks, 1977)。このような現象的記述に基づき、ベゾルト・ブリュッケ効果は、不変色が何故存在するのか、色相変化はどうして起こるのかという2つの観点から扱われてきた。

三色説の立場からは、不変色の存在が3種の錐体の反応の光強度依存性の違いと関係づけて説明されているが (Walraven, 1961; Savoie, 1973; Buchsbaum and Goldstein, 1979)、この立場は色相の変化については説明しない。一方、反対色理論の立場からは、黄-青反対色系の反応は赤-緑反対色系の反応に比べ、強度の増加に伴ってより速く増加するという仮説によって、強度に依存した色相の変化が説明されている (Judd, 1951a; Hurvich and Jameson, 1955, 1957; Coren and Keith, 1970; Yager and Taylor, 1970; Wright, 1976; Stabell and Stabell, 1982)。



最近の研究では、不変色の存在と色相の変化がどのように関係するのかという問題が、反対色理論の立場から取り扱われ、不変色は固有色黄と固有色青すなわち赤／緑均衡色である、という事実が明らかにされた (Larimer et al; 1974, 1975; Nagy and Zacks, 1977; Nagy, 1979)。この事実によって、ベゾルト・ブリュッケ効果が赤－緑、黄－青反対色過程と深いつながりがあることが実証された。

ベゾルト・ブリュッケ効果の現象的側面と反対色過程との関係は次の2点である。

- 1) 赤／緑均衡色は不変色である。
- 2) 黄／青均衡色 (固有色緑) およびその他の色は光強度により色相が変化し、黄・青と赤・緑の相対的強さが変化する。

1節で述べたように、波長が光強度とは別の心理学的性質を与えられ、波長 (色相) と光強度 (明るさ) が異なる質の知覚体験を生じるためには、反対色過程が必要である。ベゾルト・ブリュッケ効果は、「反対色過程では、それぞれ波長・光強度にたいして一次的にのみ反応する3種の錐体反応からどのように波長・光強度に対応する次元を分けるのか」ということに関係している。このような観点から問題となることは、(1) 反対色過程での錐体反応の比較検討がどのようにおこなわれているのか (錐体情報の変換の問題)、そして、(2) この反対色過程での符号化は実際に体験される色相とどう関係付けられるのかということである。この2つの問題を解明するために、以下で示す実験では、(1) 色相打ち消し法によって反対色反応を光強度の関数として測定し、赤－緑、黄－青反対色反応への光強度の効果を明らかにした。反対色反応を錐体の感度と関連づけて解析することにより、反対色過程で錐体情報がどのように変換されるのかを明らかにした。(2) 色相打ち消し法で得られた反対色反応が見えとしての色相とどう関係するかを検討することにより、反対色符号化過程と知覚的性質の関係を検討した。

#### ベゾルト・ブリュッケ効果の反対色反応による分析の実験による検討

5チャンネルマックスウェル視光学系のうち2チャンネルを用い、テスト光およびキャンセル光を提示した。刺激は、視角1度の円形で視野中心に提示し

た。刺激提示時間は500 msecで、少なくとも5秒の提示間隔で被験者のペースにあわせて提示した。テスト光は単色光で、これに赤色、緑色、青色、または黄色光のキャンセル光を混色して赤／緑または黄／青均衡点を求めた。このようにして、赤、緑、黄、または、青の反対色反応をテスト光波長の関数 (460 nmから660 nmまで20 nm間隔で変化) として測定した。キャンセル光の波長は、被験者ごとに測定した固有色緑、固有色黄、固有色青に対応する単色光 (被験者YEでは502、567、465 nm、被験者STでは502、544、465 nm) と670 nm赤色光である。光強度が及ぼす反対色反応への効果を測定するために、テスト光の網膜照度を、10、30、100、300、1000 t dの4条件として、それぞれについて赤－緑、黄－青反対色反応の分光感度を測定した。各実験セッションでは、最初に10分間暗順応してから測定を開始し、一つのセッションではあるテスト網膜照度条件について一つの反対色反応をテスト波長の関数として測定した。赤／緑均衡点は、赤味も緑味も見えない時のテスト光とキャンセル光の混色比と定義され、黄／青均衡点は、黄味も青味も見えない時のテスト光とキャンセル光の混色比と定義される。これらの均衡点混色比は、Cornsweet (1962) によるランダム・ステアークース法 (a double random staircase procedure) によって求めた。2名の被験者は、いずれも正常色覚者である。

図1・3・1～4は、テスト波長をパラメーターとして、赤／緑、黄／青均衡に要したキャンセル光の光強度をテスト光の網膜照度の関数として示したものである。図1・3・1、2、3、4は、それぞれ、緑キャンセル光によって測定された赤反応、赤キャンセル光によって測定された緑反応、青キャンセル光によって測定された黄反応、黄キャンセル光によって測定された青反応の結果である。縦軸はテスト光の色相を打ち消すのに要したキャンセル光の網膜照度 (対数表示) であり、横軸はテスト光の網膜照度 (対数表示) である。シンボルはテスト光の波長を示している。もし、それぞれの反対色反応が光の物理的強度と線形の関係にあれば、すなわち光強度が2倍になる時に赤反応の大きさも2倍になるならば、データ一点は勾配1の直線上 (図中の各直線) に乗るはずである。測定結果によれば、赤反応と緑反応はこの線形仮定による予測とほぼ一致する。これに対し、黄反応と青反応では線形仮定から予測されるもの



と比べて、テスト光の網膜照度が増加するのに伴い黄／青均衡点での混色比は、黄味を打ち消すためには線形仮定による予測より少ない青色光ですみ、青味を打ち消すためにはより多い黄色光を必要とすることを示している。これらの結果は、2名の被験者で一致して認められる。

以上の結果は、従来の研究で示唆されていた、光強度に対する赤・緑反対色反応の線形性、黄・青反対色反応の非線形性を定量的に明らかにしたものである。ここで一つ問題となるのは、黄反応光強度依存性の非線形性はベゾルト・ブリュッケ効果とは逆の方向で起こっていることである。すなわち、黄色っぽい刺激の網膜照度を増加すると、ますます見えの黄色味は増加するにもかかわらずその黄色味を青で打ち消すのに要する青色光の強さは減少する。この黄反応の非線形特性は、混色実験でみられる黄反応の大きさの非加法性（Larimer et al., 1975, Ikeda and Ayama, 1980）と一致するものである。

反対色理論の仮説では、ベゾルト・ブリュッケ効果は、光強度の増加に伴い黄－青反対色系の反応の大きさがより速く増加するために赤－緑反対色系と黄－青反対色系の関係が変化することに起因すると考えられる。このことを確かめるために、赤－緑反対色系と黄－青反対色系の相対的關係が光強度の変化によってどの様に変化するかを測定した。これは、2つの系の感度曲線が交差するスペクトル上の点（波長値）を測定することによって求められる。交差点は、赤味と黄味が等しい割合の橙に見える波長、及び、緑味と黄味が等しい割合の黄緑に見える波長等と定義される（Jameson and Hurvich, 1955）。Smithら（1968）によるベゾルト・ブリュッケ効果の閾値測定の結果を考慮して、この交差点を10、100および1000 t dの3網膜照度条件で、恒常法により測定した。図1・3・5は測定結果である。図の（a）は、3つの網膜照度条件をパラメーターとして、黄色っぽい赤（赤の方が割合が多く感じられる）反応の比率を波長の関数として示したものである。赤っぽい黄（黄の方が割合が多く感じられる）反応は図に示した曲線とは0.5反応の水平線にたいして線対称となる。図で明らかなように、刺激の網膜照度を増加すると、赤味と黄味が等しい割合で感じられる波長値（交差点）は長波長へ移行する。図の（b）は、3つの網膜照度条件をパラメーターとして、緑っぽい黄（黄の方が割合が多く感じられる）反応の比率を波長の関数として示したものである。刺激の網

膜照度を増加すると、緑味と黄味が等しい割合で感じられる波長値（交差点）は短波長へ移行する。以上の結果で見られる赤－緑、黄－青反対色系交差点のスペクトル上の位置の移行は、ベゾルト・ブリュッケ効果の現象と一致する。すなわち、光の強さが増す時に黄の感覚的大きさは赤や緑に比べてより大きくなるので、黄－赤交差点は光強度の低い時には赤味が強く感じられた長波長へ移行し、黄－緑交差点は光強度の低い時には緑味が強く感じられた短波長へ移行する。

図1・3・6は、図1・3・1～5に示した測定結果を基に、JamesonとHurvich（1955）の手続きによって得た赤－緑反対色系と黄－緑反対色系の反応曲線を、3つの網膜照度条件について示したものである。図は、刺激の物理的強度を変化した時に、スペクトル上の各単色光の色相（赤味・緑味、黄味・青味）の知覚がどのように変化するかを定量的に示している。

上で述べた一連の実験結果から明らかにされたことは、刺激の物理的強度の増加によって引き起こされる知覚的效果には2つあることである。第一に、色相打ち消しでみられる黄－青拮抗過程では、黄／青均衡点の光強度による変化は、ベゾルト・ブリュッケ効果の現象的側面と反対方向で生じる。この効果は、反対色系内強度依存性と呼ぶことができる。第二に、光強度の増加によって黄－青反対色系の反応の感覚的大きさは赤－緑反対色系に比べて増加の比率が大きい。この効果は、反対色系間強度依存性と呼ぶことができる。知覚現象としてのベゾルト・ブリュッケ効果は、第二の反対色系間強度依存性の効果が、第一の反対色系内強度依存性を打ち消すことによって生じると考えられる。また、これら2つの効果は、視覚系の異なるレベルの視覚的效果を反映している。系内強度依存性は黄－青反対色系への錐体反応入力の非線形性を反映しており、系間強度依存性は赤－緑反対色系の線形特性と黄－青反対色系の非線形性特性という反対色系間の性質の違いを反映していると考えられる。このような2つの効果を考慮することによって、従来説明できなかった次のような現象を理解することができる。

ベゾルト・ブリュッケ効果に及ぼす時間変数の効果を検討した実験では、提示時間を非常に短くすると、不変色（固有色黄、固有色青）は存在しなくなり、色相変化は、通常提示時間が長い時のベゾルト・ブリュッケ効果とは逆の方向



で起こることが示されているが (Boynton and Gordon, 1965; Savoie, 1973; Nagy and Zacks, 1977; Nagy, 1979, 1980)、その理由は不明であった。この現象は、反対色系の時間統合 (temporal integration 約 200 msec) が錐体 (約 50 msec) に比べて長いということを考慮すると、短い提示時間のため反対色系の時間統合が阻害され系間強度依存性が現れず、錐体信号の非線形に起因する系内光強度依存性が顕在化するためと考えることができる。

ここで仮定した、通常の状態では錐体機構に依存した系内強度依存性よりも高次の神経的相互作用である反対色神経機構に起因する効果がベゾルト・ブリュッケ現象に優位に寄与するという仮説は、以下に示す実験事実によって支持される。まず第一に、Akita と Graham (1966) 及び Coren と Kaith (1970) によって、ベゾルト・ブリュッケ効果は物理的に刺激の強度を変化するときだけでなく、明るさ対比によって刺激の見かけの明るさが変化しても生じることが明らかにされている。このことは、同一の刺激で錐体反応が同じであっても、その刺激の色相は明るさ対比という神経的相互作用に起因する要因によって変化することを示している。第二に、Stabell と Stabell (1982) は、周辺視野で見られる色相変化は、中心視野で見られる現象とは非常に異なっており、これは、通常の錐体機構の反応特性からは説明できず、反対色過程の概念を導入することによってのみ理解できることを示している。

以上の結果は、定常状態で見られるベゾルト・ブリュッケ現象は主として反対色過程での神経的相互作用によって生じるという意味で、反対色理論の仮説を実証するが、ベゾルト・ブリュッケ現象は反対色系間相互作用だけでなく錐体入力の非線形性に起因する反対色系内強度依存性との複合により生じる知覚現象であることは、以下に示す別の側面から重要である。反対色過程は、光に対して色相と明るさという2つの知覚的属性を対応づけるという意味で、色の知覚の基本となる過程である。Buchsbaum と Gottschalk (1983) は、色覚における反対色過程の役割を情報論的観点から分析し、赤-緑系と黄-青系の間に興味ある相関がみられることを示した。彼らは、統計学的手法によって、赤-緑、黄-青反対色過程が3種の錐体の反応に含まれる色情報を、最大の効率で視覚中枢へ伝達する最適な伝達系であることを証明した。更に、3錐体の感度が増変した時に、最大情報伝達効率という制約で理論的に求められる赤-緑、

黄-青反対色過程の分光感度曲線は互いに相関しながら変化することを示した。この時、反対色過程の分光感度曲線の形の変化は、S錐体 (430 nm に最大感度をもつ) と他の2つの錐体 (M錐体は 530 nm、L錐体は 570 nm にそれぞれ最大感度をもつ) の相対感度の変化によって決まる。一方、Spering と Harwerth (1971) は、白色光の上に提示されたスペクトルの単色光に対する増分検出閾の測定により、明順応状態が進むのに伴い増分閾検出へのS錐体信号の寄与は他の錐体に比べて顕著に増加することを明らかにした。これらのことを考慮すると、図 1・3・3、及び 4 に示された黄-青反対色系内強度依存性は、光強度の増加による明順応状態の進展によってS錐体のL及びM錐体に対する相対感度が増加すること、及び、この錐体感度の変化に対応して最大情報伝達効率のために黄-青反対色過程の錐体情報変換が変化 (反応曲線の形が変化) する、ということを示していると考えられる。

この仮説は、図 1・3・6 に示した、3つの網膜照度条件で実験的に得られた黄-青反対色過程の反応曲線について、3種の錐体機構の寄与の程度を評価することによって、検証することができる。3種の錐体機構の寄与の程度は、次式に示す線形結合モデルによって行う。

$$y - b = k_1 L + k_2 M + k_3 S$$

ここで、L、M、及びSはそれぞれL錐体機構、M錐体機構、S錐体機構の反応である。ここでは、Bowmaker と Dartnall (1980) による3錐体視物質の分光吸収特性曲線を、吸収光子量子量をエネルギー量に変換し、網膜までの眼球内物質による光吸収について補正 (Wyszecki and Stiles, 1982) することにより、角膜での等エネルギー単色光に対する3錐体機構の分光感度として、L、M、S値を波長の関数として与えた。最小自乗法により、実験的に得られた黄-青反対色過程の反応曲線を近似する係数値  $k_1$ 、 $k_2$ 、及び  $k_3$  を求めた結果を示したのが、表 1・3・1 である。表では、網膜照度レベルの変化による3錐体の相対的寄与の割合の変化をみるために、3係数値はS錐体の係数  $k_3$  を1とする相対値として示している。表からわかるように、刺激の光強度の増加に伴い、黄-青反対色過程へのS錐体のL、M錐体に対する相対的寄与が増加する。



従って、刺激の強度の変化に伴う黄－青反対色過程の分光感度曲線の形の変化は、明順応状態の上昇によるS錐体の相対感度の上昇に帰することができる。

本実験で示唆されたベゾルト・ブリュッケ効果に含まれる2つの効果のうち、黄－青反対色系内強度依存性は、定常状態では知覚現象としては顕在化しない。しかし、この黄－青反対色系内強度依存性は、周囲の明るさの変化によって引き起こされる明順応状態の変化により3種の錐体感度が変化するのに対応して、最大効率で錐体反応のもつ色情報を視覚中枢へ伝達するという、重要な役割を反対色過程がもっていることを明かにしている。

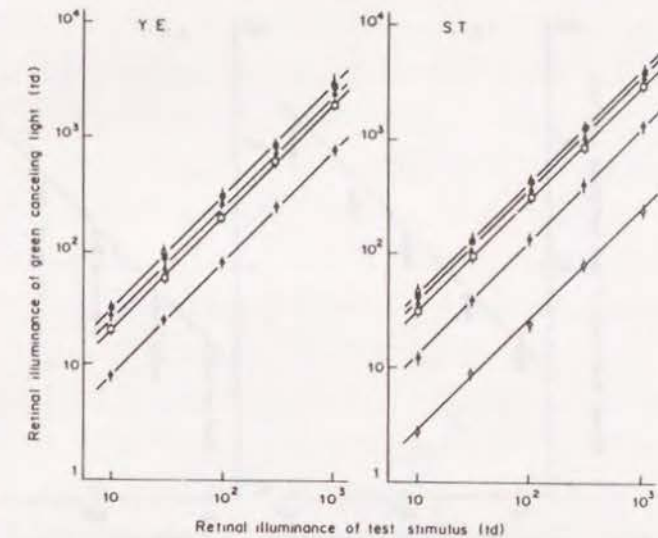


図 1・3・1 テスト光の赤反応を打ち消すのに要した緑キャンセル光強度  
●580nm, □600nm, ■620nm, △640nm, ▲660nm, ○560nm

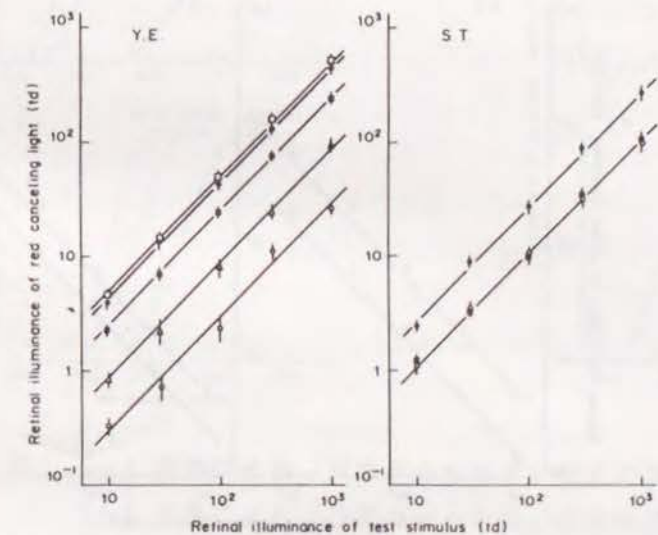


図 1・3・2 テスト光の緑反応を打ち消すのに要した赤キャンセル光強度  
○480nm, ●500nm, □520nm, ■540nm, △560nm

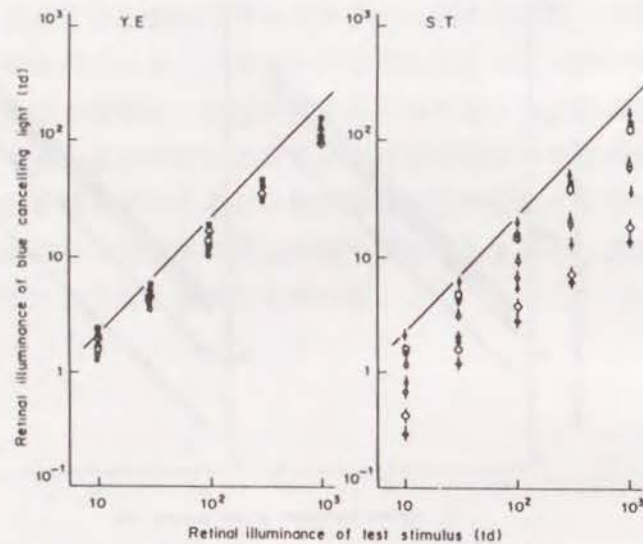


図 1・3・3 テスト光の黄反応を打ち消すのに要した青キャンセル光強度  
○520nm, ●540nm, □560nm, ■580nm, △600nm, ▲620nm, ◇640nm, ◆660nm

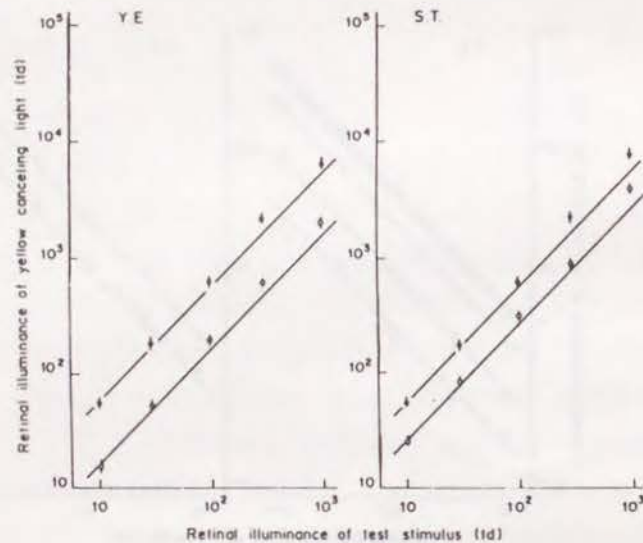


図 1・3・4 テスト光の青反応を打ち消すのに要した黄キャンセル光強度  
●460nm, ○480nm

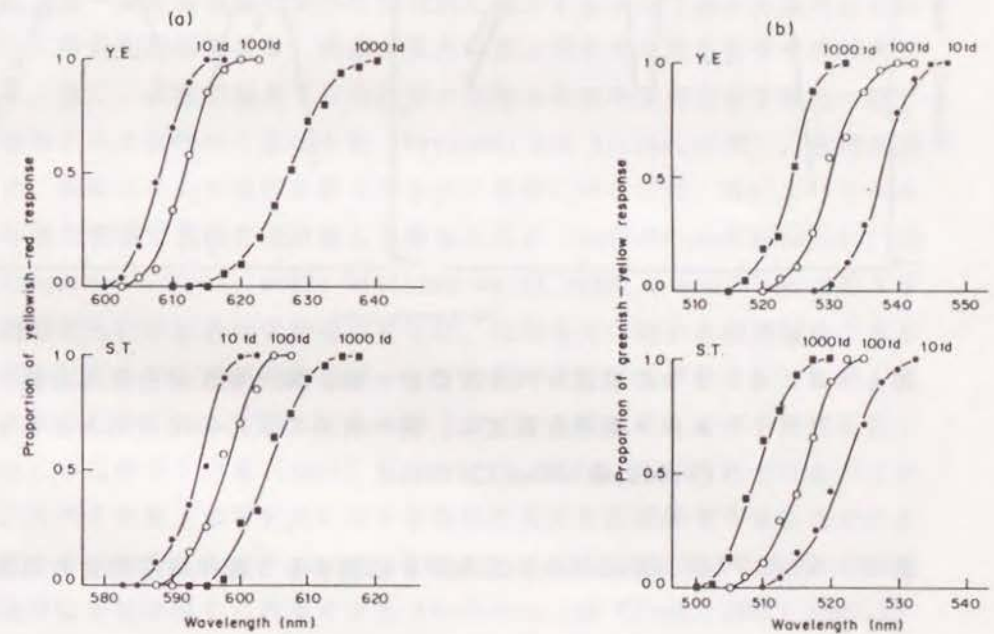


図 1・3・5 (a) 波長による「黄味がかった赤」反応の比率の変化  
(b) 波長による「緑味がかった黄」反応の比率の変化  
●10td, ○100td, ■1000td



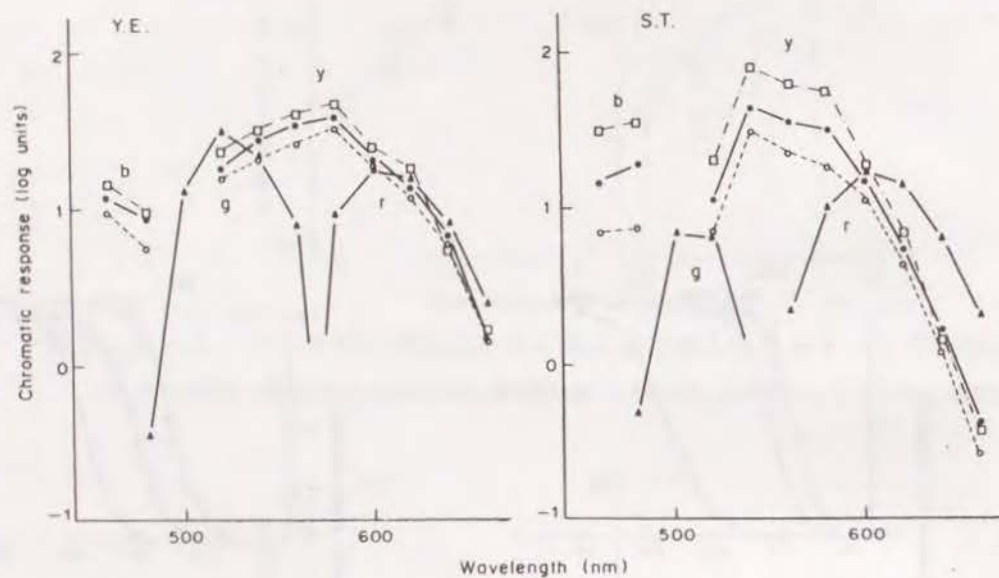


図 1・3・6 3つの照度レベルでの赤-緑、黄-青反対色反応曲線  
 ▲赤-緑系を固定し、黄-青系の反応の相対的大きさを示す  
 ○10td, ●100td, □1000td

表 1・3・1 黄-青反対色反応曲線を近似する3錐体線形結合の係数値

Observer retinal illuminance	Y.E.				S.T.			
	Coefficients of fits of linear combinations of three cone receptors							
	L	M	S	Correlation	L	M	S	Correlation
10 td	0.183	0.06	-1.0	0.978	0.026	0.167	-1.0	0.962
100 td	0.154	0.074	-1.0	0.973	0.019	0.138	-1.0	0.965
1000 td	0.145	0.078	-1.0	0.970	0.012	0.131	-1.0	0.969

Fit of linear model to yellow-blue opponent response functions coefficients.

#### 4節 刺激の大きさと色知覚

中心視での色知覚の特性は、刺激の大きさや視野の大きさによって非常に変化する。まず、白色背景上に提示された単色光に対する増分閾は、刺激の大きさが視角20分より小さくなると、大きい刺激に対する結果とは顕著に異なる特性を示す。大きい刺激では増分閾分光感度曲線は、450、540、600 nm辺りで3つの極大値、480 nmと580 nm付近で極小値を示すが、小さい刺激では、560 nm付近で1つの最大感度をもつ緩やかな曲線となる (Spering and Harwerth, 1971; King-Smith and Carden, 1976; Kranda and King-Smith, 1979; Zegers and LaDriere, 1964)。Finkelstein と Hood (1982) は、この増分閾分光感度曲線の変化は、刺激が小さくなる時に黄-青反対色系の活動が赤-緑反対色系に比べて相対的に減少するためであると説明している。次に、等色実験の結果は、刺激が視角2度より小さくなると等色の精度が悪くなり、更に、刺激が視角20分以下では第3色覚異常者の示す特性に似てきて3色性から2色性へと変化する (Wyszecki and Stiles, 1982)。色相弁別も同様で、厳密な中心視凝視条件での小さい刺激に対しては、特にスペクトルの青から緑の領域で色相弁別が著しく損なわれる (Bedford and Wyszecki, 1958; Willmer and Wright, 1945; Williams et al., 1981 a and b)。このような微小刺激にたいする色知覚特性の変化は、短波長光に対する感度減少、あるいは、青味にたいする感受性の低下として特徴づけることができ、これが、S錐体の欠損のために起こる第3色覚異常 (黄・青色覚異常) の示す特性と似ているため、小視野第3色盲 (small field tritanopia) と呼ばれている。この特性は、スペクトル上の単色光に対する色相の見えを直接評定させることによって測定する色名法 (Color-naming technique) による結果にも顕著に現れ、微小刺激では青味は感じられなくなる (Weitzman and Kinney, 1967; Ingling et al., 1970)。

多くの研究が小視野第3色盲効果の存在を報告しているが、この効果がどうして生じるのかはまだ明かではない。いままでに提唱された仮説は以下の様である。第一は、凝視によって青 (S錐体) 機構が選択的に順応してしまうという仮説である (Brindley, 1954; Ingling et al, 1970)。第二の仮説は、短波



長で感度のよいS錐体の他の錐体に対する相対感度とそれらの網膜上での密度分布の違いによるものと仮定する(Wright, 1964; Williams et al., 1981 a and b)。第三の仮説は、赤-緑反対色系と黄-青反対色系の空間特性の違いによって説明するものである(Finkelstein and Hood, 1984)。

以下に示す実験では、これら3つの仮説の妥当性を検討し、小視野第3色盲効果が起こる機序を明かにするために、赤-緑、黄-青反対色過程の空間特性(空間統合)を測定した。3節で示したように、反対色過程の反応特性は錐体反応と関連づけることが可能であるので、錐体機構に起因する効果を評価することができる。また、反対色過程の反応曲線は色相の知覚を予測できるので、小視野第3色盲効果の現象的側面を定量的に明らかにすることができる。

#### 面積による色相変化と反対色過程の空間特性の実験による検討

5チャンネル・マックスウェル視光学系の3チャンネルを用いて刺激を提示した。2チャンネルはそれぞれテスト単色光とキャンセル単色光を提示し、他の1チャンネルは凝視点を提示した。赤、緑、黄、青反対色反応を色相打ち消し法で測定した。赤/緑、黄/青均衡点は3節と同様の方法で求めた。刺激の提示時間は500 msecで、刺激提示間隔は少なくとも5秒であった。まず第一に、刺激の大きさをパラメーターとして、赤、緑、黄、青反対色反応を等照度のスペクトルについて測定し分光反応曲線を求めた。刺激の大きさは視角10分と2度でいずれも円形刺激である。テスト光の波長は440 nmから680 nmまで10 nm間隔で変化させた。キャンセル光は、視角1度で測定した固有色青、固有色緑、固有色黄(被験者YEでは465, 502, 567 nm、被験者STでは465, 502, 544 nm)と670 nmの赤色光である。次に、テスト光波長をパラメーターとして、反対色反応の大きさを刺激の大きさの関数として測定した。刺激は円形で大きさは10分、16分、32分、80分、120分(2度)と変化させた。

図1・4・1は、第一実験の結果を示している。赤、緑、黄、青の反対色反応を波長の関数として、2つの刺激の大きさ(視角10分と2度)について示している。縦軸は、反対色反応の大きさ(chromatic valence)で、相対値を対数単位で表示している。実験で求めた赤/緑、黄/青均衡点でのテスト光と

キャンセル光の混色比から反対色反応を求める手続きはJamesonとHurvich(1955)に基づいている。この反対色反応は、等エネルギー単色光に対するものであり、赤-緑、黄-青反対色過程の分光感度といえる。図から明らかなように、視角10分の刺激条件では視角2度の条件に比べて、緑反応と青反応が減少し赤反応と黄反応は増加している。このことは、各テスト光波長で、赤/緑均衡点での緑/赤混色比と黄/青均衡点での青/黄混色比が、刺激が小さくなるに伴い増加することを意味している。すなわち、微小刺激で赤/緑均衡点である光刺激は大きくなると緑っぽくみえ、微小刺激で黄/青均衡点である光刺激は大きくなると青っぽくみえるということである。従って、刺激の大きさの変化による赤-緑、黄-青反対色過程の分光感度の変化は、小刺激では緑反応と青反応が赤反応と黄反応に比べて相対的に感度が低下することを表している。

図1・4・2は、テスト光波長をパラメーターとして、反対色反応の大きさを刺激の大きさの関数として示している。(a)は赤反応、(b)は緑反応、(c)は黄反応、(d)は青反応である。縦軸は、反対色反応の相対値を対数単位で表示しており、横軸は刺激の大きさ(視角)である。見やすくするために、各波長についてのデータは縦軸に沿って移動している。この図から明らかなことは、赤-緑反応と黄-青反応の間に顕著な空間特性の違いがあることである。この違いは2つの側面を持っている。まず第一は、刺激を大きくして行くと赤反応は増加し緑反応は減少するが、視角36分を越えるとそれ以上大きさを変化させても赤反応・緑反応の大きさの変化は起こらない。これに対して、黄反応の増加及び青反応の減少は刺激の大きさが視角36分をこえても引続き変化する。第二に、刺激の大きさを視角10分から2度まで変化したときの赤反応・緑反応の変化量はテスト光波長に拘らず約0.2対数単位である。これに対して、黄反応・青反応の変化量はテスト光波長によって異なる。被験者YEでは、黄反応の変化量はテスト光波長570 nmで最大であり波長が570 nmから遠ざかるに従って変化量が減少する。被験者STでも同様の傾向がみられ、テスト光波長540 nmで黄反応の変化量が最大でこれより波長が遠ざかるにつれ変化量は減少する。青反応については、2名の被験者ともにテスト光波長460 nmで最大の変化量をしめし、これより波長がずれるにしたがって変化量が減少する。ここで、570 nmは被験者YEの固有色黄の波長



値であり、540 nm は被験者 S T の固有色黄の波長値である。また、460 nm は両被験者の固有色青の波長値とほぼ対応する。固有色黄および固有色青は赤／緑均衡色であり、これらの固有色波長では赤－緑反対色反応は零であり、又これらの波長からずれるに従い赤－緑反対色反応は増加する。このことから、刺激の大きさを変化したときの黄反応・青反応の変化量はその刺激が引き起こす赤－緑反対色反応と相関し、赤－緑反対色反応の大きさが小さいほど変化量が大きくなると結論することができる。

以上の結果は、赤－緑、黄－青反対色反応が刺激の大きさの変化によって体系的に変化する様子を明らかにしたものである。図 1・4・2 で示された赤－緑反応と黄－青反応の空間特性の違いは、黄－青反応は赤－緑反応に比べてより大きな空間加重領域 (spatial summation area) をもつことを示しており、この結果は、Green (1968) の色の空間周波数特性の結果と対応する。彼は、緑の背景上に提示された緑の格子パターン、赤の背景上に提示された緑の格子パターン、緑の背景上に提示された赤の格子パターンに対してはコントラスト感度はほぼ同じであるのに、黄色の背景上に提示された青の格子パターンに対してはコントラスト感度が低く、黄・青刺激を用いると空間解像度が悪くなることを明らかにしている。図 1・4・1 に示した反対色反応の刺激の大きさに対する依存性は、小視野第 3 色盲効果の現象的側面に一致する。即ち、緑反応と青反応は刺激が小さくなると減少するのに対し、赤反応と黄反応は刺激が小さくなると相対的に増加する。従って、微小刺激では青味・緑味に対する感受性が低下して青味・緑味があまり感じられなくなる。また、青反応・緑反応の寄与が大きい短波長光に対する感度が低下する。以下では、この小視野第 3 色盲効果がどのようなメカニズムで起こるのかを、測定結果を先にあげた 3 つの仮説と関係付けながら考察する。

まず第一の要因として考えられるのは、短波長の光を選択的に吸収する眼球内黄斑色素である。この黄斑色素の光学的濃度は交照法 (flicker technique) をもちいて錐体順応状態 (cone-plateau) で測定することができる (Bone and Sparrock, 1971; Werner and Wooten, 1979; Stabell and Stabell, 1980)。この方法によって、2 名の被験者 Y E、S T の黄斑色素の光学的濃度を視野の大きさの関数として測定し、結果を示したのが図 1・4・3 である。図から明

らかなように、黄斑色素の濃度は、反対色反応の刺激の大きさによる変化と比較して、かなり緩やかに変化する。従って、反対色反応の空間特性及び小視野第 3 色盲効果は眼球内色素の要因に起因するものではない。

第二の要因として考えられるのは、網膜上での 3 種の錐体の分布との関係である。網膜の錐体の密度に関しては多くの精神物理学的、生理学的研究があり、3 種の錐体の密度は L 錐体、M 錐体、S 錐体の順に疎らになり、網膜中心では L 錐体、M 錐体、S 錐体の密度比率は、32 : 16 : 1 という評価がある (Rushton, 1962; Weale, 1968; Alpern et al, 1971; Williams et al., 1981 a and b; Baker, 1966; Alpern and Torii, 1968; Pokorny and Smith, 1976; Pokorny et al., 1976)。従って、刺激が小さくなると M 錐体、S 錐体からの信号は L 錐体に比べて少なくなる。この錐体密度の要因を検討するために、図 1・4・1 に示した赤－緑、黄－青反対色分光感度曲線を基に、反対色過程への錐体信号の寄与の程度を次式で示す線形結合モデルで評価する。

$$r - g = k_1 L + k_2 M + k_3 S$$

$$y - b = k_4 L + k_5 M + k_6 S$$

手続きは 2 節、3 節で述べたものと同様である。表 1・4・1 に、刺激の大きさ視角 10 分と 2 度の条件について、赤－緑、黄－青反対色分光感度曲線に近似する係数値を L 錐体反応の係数を 1 とした相対値として示している。表から、刺激の大きさが視角 10 分の場合は 2 度の場合に比べて、赤－緑反対色過程では M 錐体の相対的寄与が小さく、黄－青反対色過程では S 錐体の相対的寄与が小さいことがわかる。従って、反対色反応の空間特性及び小視野第 3 色盲効果の一つの要因として錐体の密度の違いがあるということが出来る。ここで、さらに、反対色反応の空間特性と錐体の密度について、空間的変化の量的比較を試みる。Pokorny と Smith (1976) は、赤・緑の混色について等色関数を刺激の大きさを変化させて測定した。その結果、一定の黄色の単色光と等しく見える赤＋緑混色 (metamers) は、刺激が小さくなるにつれ緑／赤比が大きくなる、言い替えれば、より多くの緑色光を要することを示した。この等色関数は L 錐体と M 錐体の感度によって決まると考えられるので、刺激の大きさに伴う



この緑／赤混色比の変化はL錐体とM錐体の網膜上での分布の違いとして説明することができる。彼らは、測定結果から網膜上でのL、M錐体の有効光学的濃度 (effective optical density 密度分布) を評価し、L錐体はM錐体より密に分布しており、両錐体の光学的濃度の差は指数関数で表現できることを示した。彼らの測定では、等色であるための緑／赤混色比は刺激の大きさの変化に伴い緩やかに指数関数的に視角4度ぐらいまで変化する。この結果を、図1・4・2に示した赤－緑反対色反応の空間特性と比較すると、まず、錐体分布と赤－緑反対色反応特性は共に小さい刺激に対して“緑”の感度が低下することを示しており、色の知覚の質の点では一致する。しかし、空間要因効果の定量的側面では大きな違いがある。刺激の大きさの変化の赤－緑反対色反応への効果は約視角1度までであるのに対し、L、M錐体の分布の差による効果は視角4度以上にわたる。また、S錐体の網膜上での分布がL、M錐体に比べて非常に疎らであることは黄－青反対色反応の空間加重領域が大きい要因ではあるが、先にも述べたように、黄－青反対色反応の空間特性 (刺激の大きさ依存性) はテスト光波長によって影響され、しかも、これは赤－緑反対色反応と関係していることが示されている。このような特性は、S錐体の分布密度の希薄さだけでは説明がつかない。

そこで、次に考えられる要因は、刺激の大きさによる神経相互作用の変化である。Finkelstein と Hood (1982) は、微小刺激に対する検出閾の測定結果に基づき、単色光微小刺激に対する感度は赤－緑反対色機構によって決まり、黄－青反対色機構は寄与しないことを示唆している。図1・4・1に示した赤－緑、黄－青反対色反応の空間特性は、知覚的現象としての小視野第3色盲が主として反対色過程によることを明らかにしている。

色相打ち消し法で得られた反対色過程の空間的特性は、生理学的な知見とよく対応する。第一に、Creutzfeldtら(1979)によるサル の視覚伝達路で見い出された反対色応答神経細胞の電気生理学的測定によれば、円刺激の直径を増加すると、RG (赤－緑反対色応答) 細胞およびYB (黄－青反対色応答) 細胞のいくつかは反応が減少し、別の細胞は反応が増加した。この刺激の大きさの変化に伴う反応の変化は視角2度以下で生じる。第二に、RG反対色神経細胞はYB反対色神経細胞に比べてその空間加重領域が小さいことが明らかにされて

いる (De Monasterio and Gouras, 1975; De Monasterio, 1978 b)。第三に、De Monasterio (1978a) は、YB反対色神経細胞がどのような錐体から信号を受けているかを検討し、いくつかのYB反対色神経細胞はRG反対色神経細胞から信号を受けている可能性を示唆している。以上の生理学的に測定された反対色神経細胞の面積－反応関数の特性、空間加重領域、入力信号の性質は、本実験で得られた精神物理学的に測定された反対色反応の結果とかなり対応する。

以上のことから、小視野第3色盲効果という色知覚現象は、3種の錐体の間の密度分布の違いと赤－緑、黄－青反対色過程での空間統合という二つの要因が含まれていることが明らかとなった。反対色過程での空間統合により、色刺激に対する空間解像度は錐体の網膜上での空間的密度分布から予測されるよりも飛躍的に向上するものと考えられる。この意味で、赤－緑、黄－青反対色過程は、色の像の空間的表象の基本となる過程であるといえる。

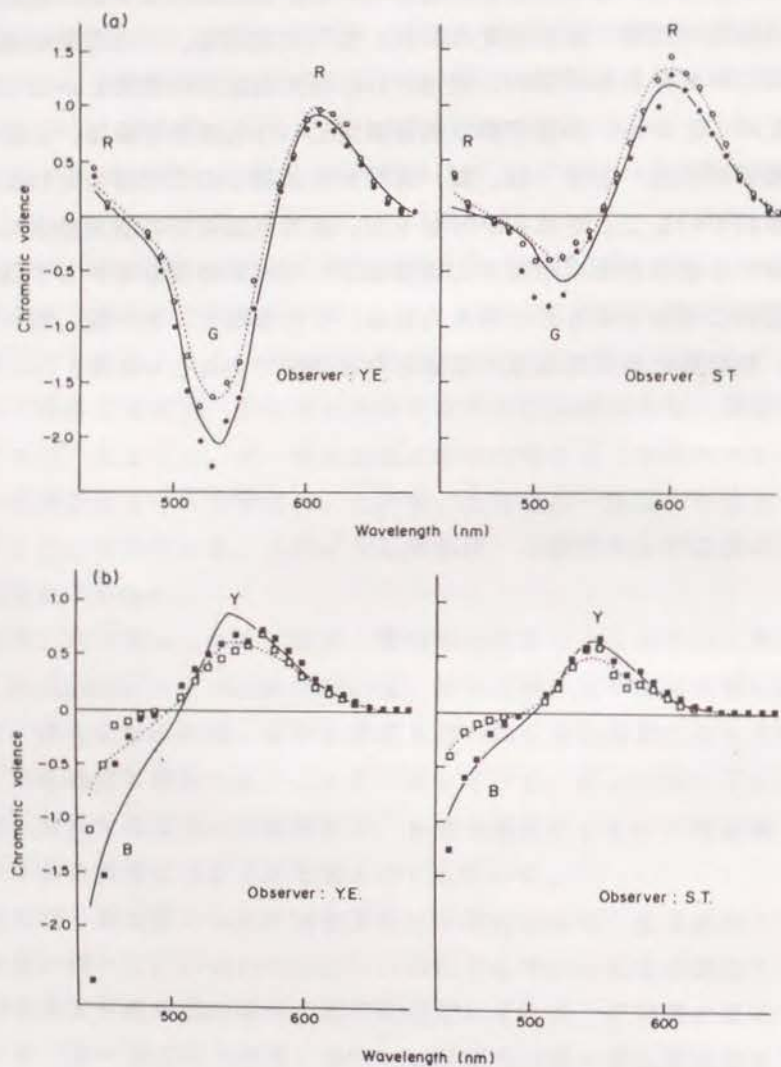


図 1・4・1 2つの刺激の大きさにたいする赤-緑、黄-青反対色反応曲線  
○□ 10 min, ●■ 2 deg.

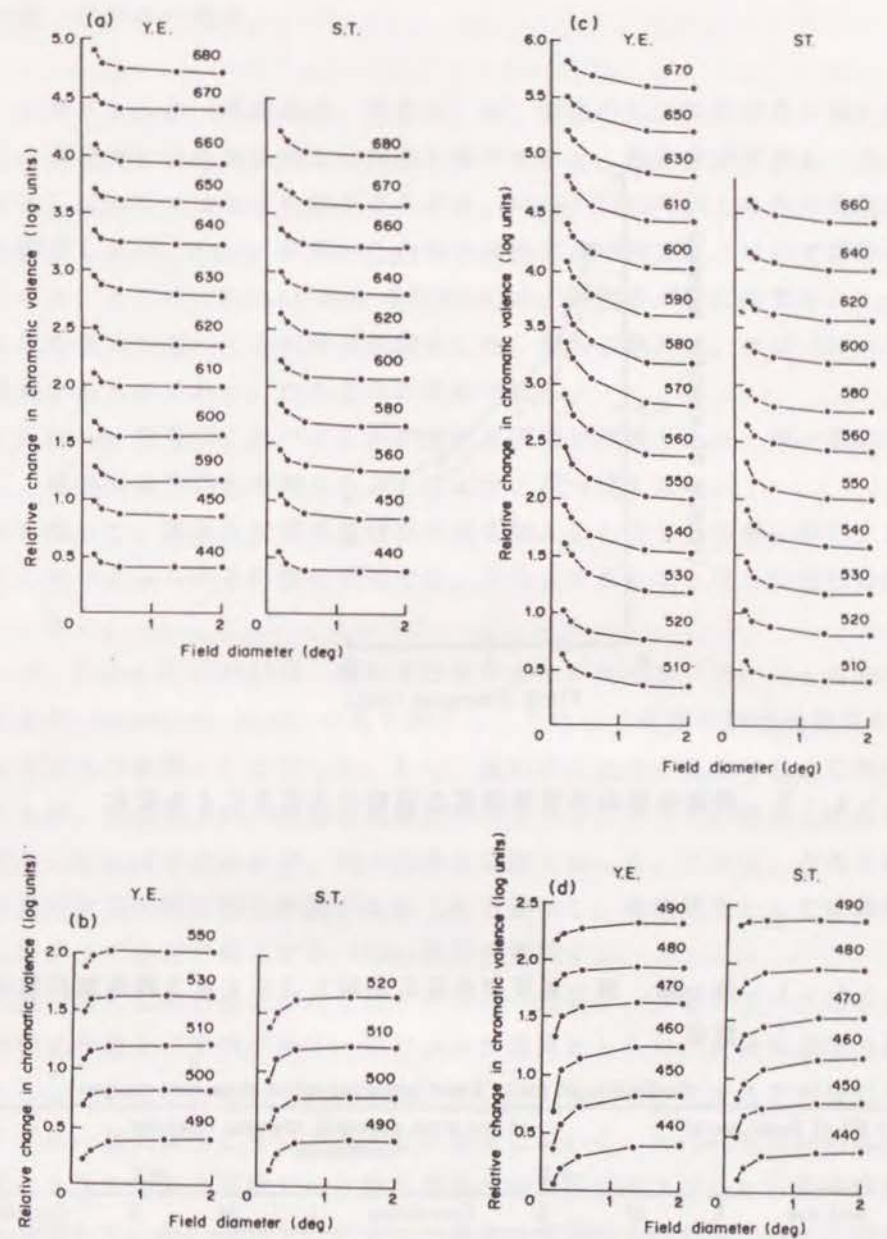


図 1・4・2 反対色反応の大きさの面積による変化  
(a) 赤反応、(b) 緑反応、(c) 黄反応、(d) 青反応



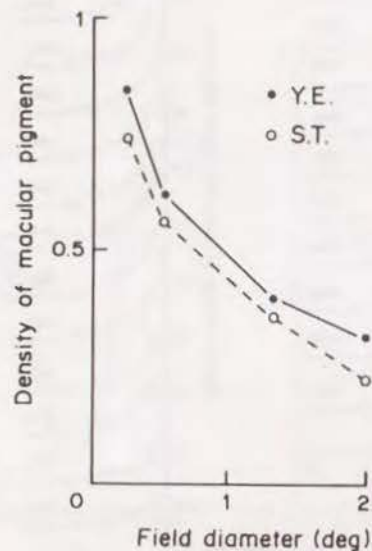


図 1・4・3 黄斑色素の光学的濃度の視野の大きさによる変化

表 1・4・1 赤一緑、黄一青反対色反応曲線を近似する 3 錐体線形結合の係数値

Coefficients of fits of linear combinations of three cone receptors								
(a) Fit of linear model to red-green opponent response functions					Coefficients			
Observer field size	Y.E.				S.T.			
	L	M	S	Correlation	L	M	S	Correlation
10'	1.00	-1.40	0.14	0.99	1.00	-0.91	0.08	0.98
2	1.00	-1.48	0.13	0.98	1.00	-0.98	0.03	0.94
(b) Fit of linear model to yellow-blue opponent response functions								
10'	1.00	1.95	-3.79	0.93	-1.00	6.10	-3.96	0.96
2	1.00	10.79	-24.47	0.91	-1.00	6.54	-8.38	0.96

## 5 節 アブニー効果

スペクトル色（単波長光、単色光）は、物理的には純度が最も高い色である。この単色光に白色光を加えて純度を低下すると、飽和度が下がる（白っぽく見える）ばかりではなく色相が変化する。Abney (1910)はこの色知覚現象を最初に測定したが、Abney が用いた白色光は色温度が約 3 7 0 0 K で黄色味がかっていた。そこで、Kurtenbach ら (1984)は、被験者ごとに知覚的に“白”に見える白色光を用いてこの効果を測定した。彼らの結果は、ほぼ Abneyの結果を支持するものであり、次のように要約できる。

- 1) Abney 効果は、スペクトルの短波長領域で顕著であり、紫～青の色相の単波長光は白色光を加えることにより、赤っぽくなる。
- 2) 従って、固有色青波長値は白色光を加えるとより長波長に移行する。
- 3) スペクトルのその他の領域では、白色光を加えても見えの色相の変化は小さい。

一方、Burns ら (1984)は、飽和度は変化するが色相が一定と見える知覚的に一定色相 (constant hues) の色を測定し、それらの刺激の物理的特性から結果を色度図上の軌跡として示した。もし、飽和度と色相が完全に独立な知覚的次元ならば、色度図上の一定色相軌跡は白色点からスペクトル軌跡上のある点への直線となるはずであるが、測定結果は曲線となった。これは、色相と飽和度の知覚的次元の間に相互作用があることを意味し、知覚現象としては飽和度の変化に伴って色相が変化する Abney効果を意味する。

飽和度と色相の相互作用を示すアブニー効果は、3 節で述べた明るさと色相の相互作用を示すベゾルト・ブリュッケ効果とともに、反対色過程の働きによって示唆されている。Larimer ら (1975)は、もし反対色系が線形であれば、アブニー効果は生じないであろうと指摘している。Burns ら (1984)は、特にスペクトルの短波長領域での反対色過程の非線形性がアブニー効果の原因であると示唆している。従って、アブニー効果の要因は 2 つあり、(1) 短波長領域での反対色過程の特性、と (2) 反対色過程の非線形性、である。これら 2 つの問題は、現在反対色理論で議論の中心となる問題でもある。

まず第一の、短波長領域の問題は、S 錐体入力 that 反対色過程でどの様に変換



されているのかという問題である。スペクトルの短波長端の光は赤っぽい青（紫）に見える。赤という色相はスペクトルの長波長端の光に対して感じられる色相であり、これはL錐体の活動による。短波長領域では、L錐体の感度は非常に低下しているが、S錐体の感度はよい（最大感度は430nmである）。そこで、短波長の光に対して感じられる“赤”は、どの種類の錐体によって生じるのかが問題となる。赤という色相を感じる基本となる機構は、赤-緑反対色系である。赤-緑反対色系がS錐体から入力を受けているかどうかについての問題は議論の対象となっている。Gouras(1968)、De Monasterio と Gouras (1977)、及び、Guth ら(1980)は、赤-緑反対色過程はL錐体とM錐体からの拮抗的信号を受けると指摘している。これに反して、Ingling (1977)、De Monasterio (1979)、及び、Wooten と Werner(1979)は、赤-緑反対色過程はS錐体からも信号を受けていると主張している。一方、白色背景によって明順応状態を変化させると、S錐体の感度が変化するという示唆がある(Richards and Luria, 1964; Sperling and Harwerth, 1971)。短波長領域の赤味が赤-緑反対色系へのS錐体の寄与によって生じているのかどうか、そして、白色光の混色による短波長光の赤味の増加というアブニー効果がS錐体の活動の特異性によるのかどうか第一の問題となる。

第二の問題は、反対色系がどのようなスペクトル伝達特性(spectral tuning characteristics)をもっているかという問題である。反対色過程に関する理論的分析では、Ingling (1977)が、赤-緑、黄-青反対色系は閾値レベルと閾上レベルでは異なる分光特性を持つことを示唆している。また、Buchsbaum と Gottschalk(1983)は、明順応状態が反対色過程のスペクトル伝達特性にかなり影響することを示唆している。実験的研究では、Finkelstein と Hood(1984)が、増分検出閾の測定に基づいて、反対色過程の分光感度が刺激条件によって変化する可能性を示唆している。白色光の混色や明順応の状態の変化によって、赤-緑、黄-青反対色系の分光感度が変化するのかどうか、また、変化するとしたらそれは知覚的にどのような意味をもっているのかが第二の問題である。

以上の2つの問題を解決するために、白色背景上に提示される単色光に対して反対色反応を測定する実験を行った。

#### アブニー効果と白色背景上の反対色反応特性の実験による検討

3チャンネル・マックスウェル視光学系を用いて刺激を提示した。2チャンネルは、テスト単色光及びキャンセル単色光を提示し、もう1チャンネルは白色光を提示した。白色背景の大きさは視角10度で、その上に視角2度のテスト光とキャンセル光の混色を提示した。白色光の色温度は5200Kまたは8700Kである。6つの白色光の網膜照度(6明順応状態)、5、50、158、500、1580、5000td、に対して、赤-緑、黄-青反対色反応を、テスト単色光の波長の関数(420nmから680nmまで10nm間隔で変化)として測定した。キャンセル光の波長は、各被験者ごとに測定された固有色青、固有色緑、固有色黄および670nm赤色光である。測定手続きは前節で述べた通りである。

図1・5・1と図1・5・2は、それぞれ2名の被験者(YEとMA)の、赤-緑反対色反応、及び、黄-青反対色反応の分光特性を、6つの白色光網膜照度について示したものである。白色光の色温度は8700Kで、知覚的には“白”に見える。図1・5・3は、白色光色温度5200Kの結果で、被験者YEの、赤-緑反対色反応、及び、黄-青反対色反応の分光特性を、3つの白色光網膜照度(5、50、500td)について示したものである。色温度5200Kの白色光は黄味がかって見える。図から明らかなことは、赤-緑反対色反応、黄-青反対色反応の分光反応曲線は明順応レベルの変化によってその形が変化することである。赤-緑反対色反応では、白色光網膜照度が500tdに上昇すると、スペクトルの短波長領域での赤反応が増加する。500tdを越えるとそれ以上の上昇は見られない。しかし、緑反応及びスペクトルの長波長領域での赤反応は白色光網膜照度の変化によってほとんど変化しない。黄-青反対色反応では、青反応が、白色光網膜照度が500tdに上昇するに伴い増加する。黄反応は、白色光網膜照度の変化によりその感度曲線の形の変化がみられ、中波長領域では反応が上昇するが長波長領域ではわずかに減少する。

上に示した結果でまず第一に重要な特徴は、スペクトルの短波長領域(500nm以下)の反対色反応の顕著な変化である。順応レベル(白色光網膜照度)を上げると、短波長領域の赤反応、及び青反応が増加し、固有色青(赤/緑均衡色、または、赤-緑反対色反応が零)の波長値が約8nm長波長へ移行する。



この原因として、白色光が完全に無彩色 (neutral, hueless) でなく、そのために色順応の効果が生じているという可能性がある。事実、各被験者にとって知覚的に完全な無彩色を定義することは難しい (Hurvich and Jameson, 1951 a and b)。しかし、この色順応効果によっては、本実験結果に見られる固有色青波長の移行は説明できない。まず、Ciceroneら(1975)は、色順応によって固有色青の波長が移行するときには同時に固有色黄波長の移行も伴うことを明らかにしている。上の図で示された赤-緑反対色反応の結果では、固有色青波長のみが変化し、固有色黄波長はほとんど変化しない。さらに、図 1・5・3の結果は色温度が低い白色光の場合であり、それは長波長成分を多く含む分光組成をもっており低い強度では完全に黄色に見えるが、図 1・5・1の高い色温度の白色光 (これは短波長成分を多く含み高い強度では青っぽく見える) の場合と同様の固有色青波長の移行が見られる。従って、白色背景上に提示された時の反対色反応の変化は色順応が原因とは考えられない。

反対色過程の分光特性の変化は、3種の錐体反応と関連付けることにより、より明確に理解することができるので、図 1・5・2及び3に示された赤-緑、黄-青反対色反応曲線について3種の錐体の相対的寄与を次式の線形結合モデルで評価する。

$$r - g = k_1 L + k_2 M + k_3 S$$

$$y - b = k_4 L + k_5 M + k_6 S$$

手続きは2節で述べたものと同様である。表 1・5・1に、図 1・5・1及び図 1・5・2で示した6つの白色光網膜照度レベルで測定された赤-緑、黄-青反対色反応曲線を近似する係数を示した。表からわかるように、赤-緑系、黄-青系ともに、白色光網膜照度の増加に伴いS錐体の係数 (相対的寄与) が大きくなる。これは、短波長領域の赤反応の増加と青反応の増加がS錐体の活動によることを示唆する。更に、赤-緑反対色系では、L錐体及びM錐体の係数は白色光網膜照度の変化に拘らずほとんど一定である。これに対し、黄-青反対色系では、白色光網膜照度の増加によりM錐体の係数は僅かに大きくなりL錐体の係数は小さくなる。

赤-緑反対色系の結果では、L錐体とM錐体の重み係数は異なる順応状態で一定で、それぞれ約2.7と3.6である。従って、L錐体とM錐体の比は約1.3となり、これはL、M錐体の数の比 (Paulus and Kroger-Paulus, 1983) にほぼ匹敵する。このことから以下の2点が示唆される。

- 1) 明順応はL錐体とM錐体に類似の効果を及ぼす。
- 2) 赤-緑反対色過程では、L錐体とM錐体からの信号の拮抗は単純な引算で表現されるような線形結合であり、従って、拮抗過程でのそれぞれの錐体の反応の大きさは単純に錐体の数に比例する。

上記の2点は、生理学的研究で得られたL錐体、M錐体の反応特性 (Normann and Perlman, 1979)、RG反対色応答細胞と錐体信号との関係 (Burkhardt and Hassin, 1983; Virsu and Lee, 1983) において示された結果と一致する。このようなL錐体とM錐体の単純で線形な特性に比べ、S錐体の特性は特異である。S錐体の特異性については次章で更に検討するが、ここで明らかなことは、スペクトルの短波長領域の"赤" (紫の中に知覚される赤味) はS錐体の活動によるもので、L錐体の活動による長波長領域の"赤"とは性質が異なることである。このことから、アプニー効果の現象的側面である、白色光を加えることにより短波長領域の単色光が赤っぽくみえてくることは、S錐体が明順応によりL、M錐体に比べて相対的に大きな寄与を赤-緑反対色過程にすることに起因すると考えることができる。

黄-青反対色系の結果は、赤-緑反対色系よりも更に複雑である。両者の違いは次の3点に要約される。

- 1) 白色光網膜照度を増加したとき、赤-緑反対色系では短波長赤反応の増加は固有色青波長の長波長への移行を伴う (赤味を感じる波長領域が広がる)。これに対し、黄-青反対色系では青反応の増加は固有色緑の波長の移行を伴わず、青反応の大きさは増加するが青味を感じる波長領域は変化しない。
- 2) 白色光網膜照度が増変した時、赤/緑均衡点での赤/緑混色比はほとんど不変であるが、黄/青均衡点での黄/青混色比は変化する。
- 3) スペクトルの中波長~長波長領域では、白色光網膜照度が増変した時に赤-緑反対色反応曲線の形はほぼ不変であるが、黄-青反対色反応曲線の形



は変化する。

このような相違に対応して表1・5・1に示した黄－青反対色反応に対する3種の錐体の重み係数は複雑に変化する。図1・5・4には表に示した3種の錐体の重み係数を明順応レベル（白色光網膜照度）に対してプロットしてある。縦軸は、各錐体の重み係数を最大値を1として正規化したものである。上の図は赤－緑反対色系の結果を示し、下の図は黄－青反対色系の結果である。赤－緑反対色系では、明順応レベルの上昇によりL錐体とM錐体の関係は一定でS錐体の寄与のみが相対的に大きくなっている。この特性は錐体の順応特性と一致することは先に述べた。これに対し、黄－青反対色系では、明順応レベルの上昇によりS錐体とM錐体の寄与は大きくなり、L錐体の寄与が小さくなっている。さらに、L錐体の寄与の減少は、S錐体、M錐体の寄与の増大と同調して生じている。これは、3種の錐体の順応の特性とは非常に異なった特性であり、より複雑な順応過程が示唆される。

以上で明かとなったことは、アプニー効果という色相と飽和度の知覚属性間の相互作用を示す色知覚現象は、S錐体がL錐体やM錐体に比べて特異な性質をもっていることに主な原因があることである。知覚された色の性質としては、赤という一つの心理学的性質として体験される、スペクトル短波長領域の“赤”と長波長領域の“赤”は、刺激を受ける受容器（錐体の種類）・生理的過程は異なっている。しかし、色相という知覚属性を生成する反対色過程ではそれらはいずれも赤反応を起こすので、受容器の違いは知覚的属性の違いとはならない。S錐体が反対色過程では“赤”反応に変換されるために、物理的には波長という一次元直線上の連続体で記述される属性が、知覚的世界では色環（赤→橙→黄→黄緑→緑→青緑→青→紫→赤）という一次元ではあるが閉じた環として記述される色相という属性になるのである。

もう一つ重要な点は、赤－緑反対色過程と黄－青反対色過程は、非常に異なる性質をもっていることである。赤－緑反対色過程は比較的単純な線形系であるのに対し、黄－青反対色過程では錐体信号の変換が複雑であり、非線形な系である。本章で述べた色の性質の知覚における現象は、両系の性質の違いに原因がある。次章では、この問題を更に検討する。

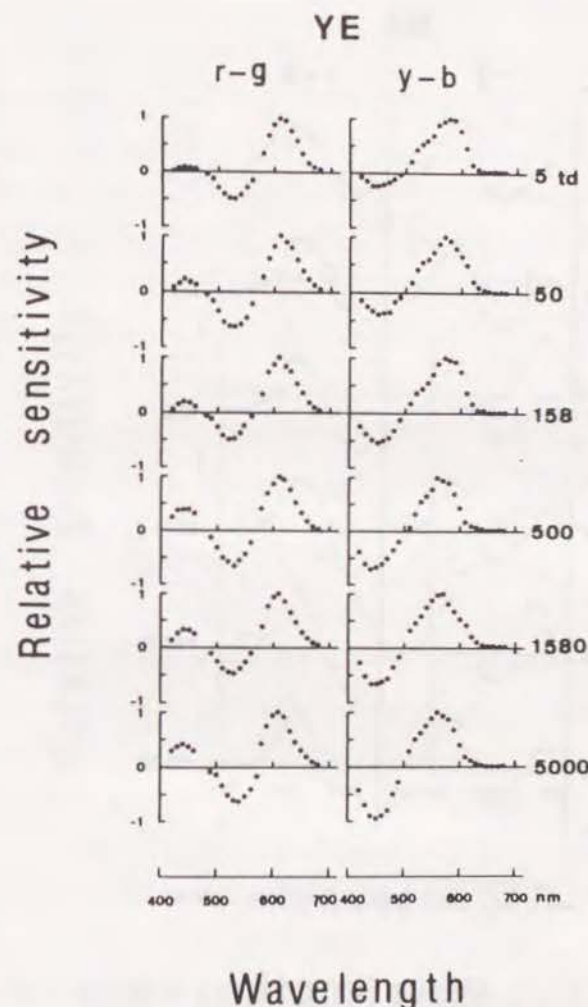


図1・5・1 白色背景光網膜照度レベルの変化による赤－緑、黄－青反対色反応曲線の変化（被験者Y.E）、白色光8700K

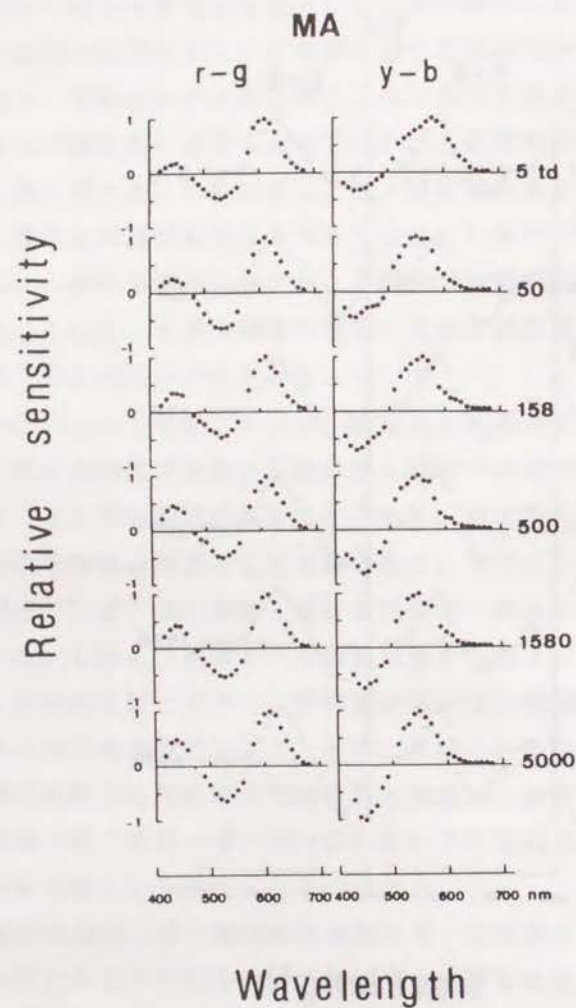


図 1・5・2 白色背景光網膜照度レベルの変化による赤－緑、黄－青反対色反応曲線の変化（被験者MA）、白色光8700K

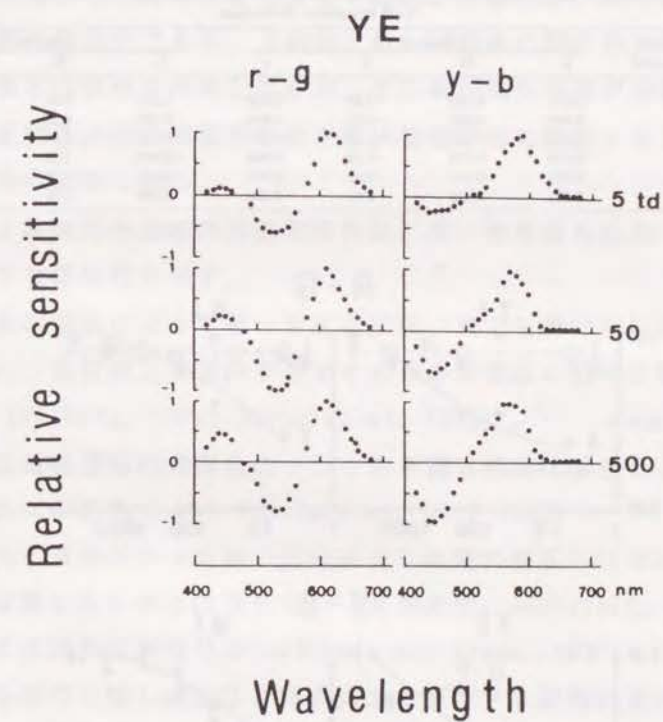


図 1・5・3 白色背景光網膜照度レベルの変化による赤－緑、黄－青反対色反応曲線の変化（被験者YE）、白色光5200K



表 1・5・1 赤－緑、黄－青反対色反応曲線に近似する 3 錐体線形結合の係数値

Coefficients of Fits of Linear Combinations of Three Cone Receptors: Fit of Linear Model to R-G Response Function								
Retinal Illuminance of White Background	Observer YE				Observer MA			
	L	M	S	r	L	M	S	r
5	2.69	-3.30	1.51	0.959	2.80	-3.44	2.01	0.959
50	2.43	-3.94	2.23	0.955	2.97	-3.93	2.84	0.979
158	2.68	-3.27	2.13	0.964	2.63	-3.23	3.53	0.956
500	2.97	-3.82	3.77	0.952	2.76	-3.46	4.36	0.967
1580	2.71	-3.30	3.35	0.965	2.82	-3.57	4.27	0.970
5000	2.94	-3.77	3.91	0.975	3.01	-3.90	4.65	0.973

Coefficients of Fits of Linear Combinations of Three Cone Receptors: Fit of Linear Model to Y-B Response Function								
Retinal Illuminance of White Background	Observer YE				Observer MA			
	L	M	S	r	L	M	S	r
5	1.070	0.160	-2.88	0.959	1.280	0.04	-3.68	0.988
50	0.930	0.290	-4.07	0.964	0.297	1.30	-5.09	0.989
158	0.991	0.233	-5.37	0.957	0.118	1.42	-7.52	0.980
500	0.539	0.772	-7.24	0.966	-0.224	1.85	-7.75	0.956
1580	0.577	0.847	-6.88	0.973	-0.253	1.79	-7.46	0.961
5000	0.297	1.210	-9.33	0.964	0.234	1.78	-8.43	0.970

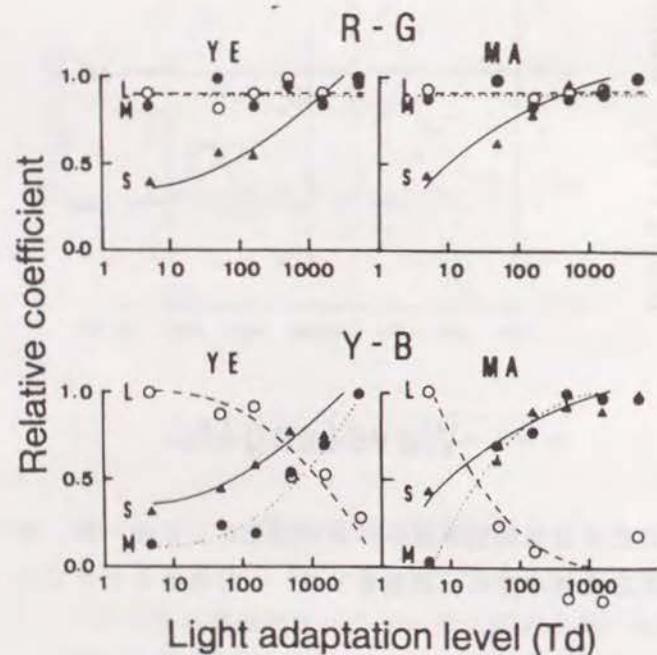


図 1・5・4 白色背景光網膜照度の変化による 3 錐体重み係数の変化

## 第 2 章 赤－緑、黄－青反対色過程の分析

### 1 節 反対色過程の非線形性と S 錐体と L、M 錐体の相互作用

反対色過程は、色の知覚において最も基本的な過程であり、異なる種類の錐体の光吸収の相対的關係を比較することにより錐体反応に含まれる一次元的情報から次元を分析し、これによって物理的次元である波長・強度・純度に対応して色相・明るさ・飽和度の知覚的次元を構成する基礎となる。反対色過程の機能を色知覚現象と対応づける際に最も問題となるのが、第 1 章でも示したように、S 錐体の特異性である。S 錐体と L、M 錐体の間の相互作用により、反対色過程の働きは複雑なものとなるが、その典型的な現象が非線形性である。本節では、反対色過程の非線形特性を精神物理学的に検討することにより、S 錐体の特異性の意味を探る。

S 錐体による反対色過程の非線形特性は、黄－青反対色過程で典型的にみられ、次のような諸特性を示す。

- 1) 様々な色の混色によって黄－青反応零位（黄でも青でもない色）の混色比を測定し、色度図上で表示するとそれらの零位点の描く軌跡は直線とはならない (Valberg, 1971; Burns et al, 1979)。
- 2) 黄－青反対色過程の均衡色の一つである固有色赤は混色によって得られるが、それは不変色でない (Larimer et. al., 1975)。
- 3) 橙色の光と黄味がかった緑の光の混色した時の黄反応はそれぞれの光の黄反応を加算したものとはならない（非加法性、additivity failure）が、青反応では加法性が成り立つ (Ikeda and Ayama, 1980)。
- 4) 黄－青色相打ち消し関数は、青色光エネルギーを縦軸に黄色光エネルギーを横軸にして表示すると凹曲線となる (Elzinga and de Weert, 1984; Ejima and Takahashi, 1984)。
- 5) 色相打ち消し法で測定された黄－青反対色反応関数は 3 種の錐体反応の線形結合によってうまく近似できない (Werner and Wooten, 1979)。

黄－青反対色過程については、いくつかの非線形モデルが提唱されてきた。Larimer ら(1975)、Werner と Wooten (1979) は、黄－青反対色過程の非線形



性をM錐体とL錐体の非線形的活動に帰するモデルを提唱している。これに対し、Elzinga と de Weert (1984)は、黄-青反対色過程の非線形性をS錐体の非線形的活動に帰するモデルを提唱している。しかし、Larimer らのモデルと Werner と Wooten のモデルは、黄-青色相打ち消し関数の非線形特性が説明できず、Elzinga と de Weertのモデルでは青色反応の線形特性が説明できない。従って、黄-青反対色過程の非線形性についての更なる検討が必要である。

次に、赤-緑反対色過程について見てみる。赤-緑反対色過程がスペクトルの中波長～長波長領域では線形であることには異論がない。しかし、短波長(紫)光に対する赤反応に関しては議論の余地がある。De Monasterio と Gouras (1977)は色順応状態でサル of 反対色応答神経節細胞の分光特性を調べた結果、短波長の赤反応はシアン背景で促進され、黄、マゼンタ、赤背景で抑制された。これは、ヒトの色名法による結果 (Jacobs and Gaylord, 1967) と一致する。このことから彼らは、短波長の赤反応はL錐体によってM錐体との相互作用の結果生じると仮定した。これに対して、以下に示す結果は短波長の赤反応はS錐体によるものであることを示唆している。

- 1) De Monasterio(1979)はサル of 反対色応答神経節細胞のテスト感度及びフィールド感度の特性に違いがあることを見いだした。
- 2) Ingling (1977) と Werner と Wooten (1979)は、L錐体とM錐体の分光感度曲線は差分をとる時に決して短波長光に対して赤反応を生じ得ないことをモデルで示した。
- 3) Cicerone ら(1975)は、赤と黄色光の順応によって青の均衡点はより長波長へ移行することを示している。
- 4) Ikeda と Ayama(1980)によれば、長波長の赤色光と短波長の紫色光を混色した時の赤反応は、それぞれの光の赤反応の線形加算が成り立たない。
- 5) Takahashi ら(1985)によれば、色相打ち消し法によって白色背景上で測定された短波長赤反応は、背景光強度の増加に伴って増加する。この増加は、青反応と協調して起こるが、長波長の赤反応には見られない(第1章、5節)。

長波長での赤反応については、それが線形加法則に従うことを示す多くの研究があるが (Larimer et al., 1974; Cicerone et al., 1975; Thornton and

Pugh, 1983; Akita et al., 1985)、短波長での赤反応についてはあまり検討されていない。

S錐体の性質は、光強度依存性・順応特性・空間的分布密度・時間特性のいずれの点でも他の2つの錐体とは非常に異なっており、S錐体の信号がどのように変換されているのかは色覚研究の1つの大きな問題である。この点について、色順応による研究では以下の性質が明らかにされている。S錐体の光量子吸収に始まる信号は2段階で減衰される。第一段階ではS錐体自体によって利得が調整され、第二段階ではS錐体と他の錐体からの入力の違いによって利得が調整される (Cicerone et al., 1975; Mollon and Polden, 1977; Stromeyer et al., 1979; Pugh and Mollon, 1979; Mollon and Polden, 1979; Pugh and Larimer, 1980; Sperling et al., 1983)。Pugh と Larimer (1980)は、色順応の研究で仮定されている第二段階の色拮抗順応機構は黄-青色相打ち消し法で測定される反対色過程と同一のものであることを示唆している。Zrenner と Gouras (1981)、Gouras と Zrenner (1981, 1983)は、このような精神物理学的現象と神経生理学的対応を検討し、水平細胞を介した逆行抑制によるS錐体とL、M錐体間の相互作用という仮説を提唱し、Zrenner (1983)は、この仮説的神経回路による生理学的データーのシミュレーションを行っている。

色順応の研究で仮定されているS錐体とL、M錐体間の相互作用、及び、それによるS錐体感度調整という概念は、黄-青反対色過程の一般的性質と対応しており、黄-青反対色過程の示す非線形特性はこの機構に帰することが出来る可能性がある。このことを検討するために、以下の実験では、色相打ち消し過程でのS錐体とL、M錐体の相互作用をいくつかの観点から分析した。実験は、赤-緑、黄-青反対色均衡点を様々な分光組成の光について刺激の強度の関数として測定し、反対色反応の線形加法性を調べることに基本となっている。

#### 反対色過程の非線形性と錐体間相互作用の実験による検討

4チャンネル・マックスウェル視光学系によって刺激を提示した。刺激は円形刺激で大きさは視角2度であり、2秒ごとに500 msec間提示した。混色光に対し、黄-青反対色均衡点は黄味も青味も感じられない混色比と定義され、赤-緑反対色均衡点は赤味も緑味も感じられない混色比と定義される。そ



それぞれの均衡点は、Cornsweet (1962)によるランダム・ステアーケース法によって決定した。被験者は2名で、いずれも色覚正常者である。

まず最初に、黄-青色相打ち消し関数が乗法閉包に従わないという性質を検討した。ここで、乗法閉包であるとは、黄味を含む光と青味を含む光を混色して求められた黄-青均衡点での混色比に対し、それぞれの成分光を2倍、3倍、・・・と変化した時にそれらの混色もまた黄-青均衡点となるということである。この性質を検討するために、7つの2色混色光に対する黄-青均衡点を光強度の関数として測定した。465 nm青色光と黄色光(520 nmから660 nmのうち7つ)の混色光に対し、黄-青均衡点を、青色光の網膜照度の関数(1.05 t dから500 t dまで変化)として測定した。2名の被験者の結果を示したのが、図2・1・1である。黄-青均衡点での混色エネルギー比( $E_{\lambda}/E_{465}$ )の対数値(縦軸)を465 nm光の網膜照度(横軸)に対して表示している。7つの曲線はそれぞれ黄色光の波長(各曲線の右に表示)条件に対応しており、見やすくするために曲線は縦軸に沿って0.477対数単位ずつ移動してある。もし、黄-青均衡に関して線形性が成り立てば(乗法閉包であれば)、各曲線でデータ点を結ぶ線は横軸に平行な直線となるはずである。結果は、2名の被験者共に、7条件全てで線形仮定による予測から有意にずれている。この非線形の性質は、光強度の増加に伴い線形仮定によって予測されるよりも多くの黄色光を必要とする傾向として現れる。この傾向は、第1章3節及び他の研究結果と一致する(Larimer et al., 1975; Elzinger and de Weert, 1984)。ここで重要な特徴は、非線形の程度が黄色光の波長に強く依存することである。物理的な波長の変化は、錐体反応の観点からみると、異なる種類の錐体間での光量子吸収量の比が変化するということである。従って、黄-青均衡にみられる非線形が黄色光波長に依存するというこの結果は、M錐体の黄-青反対色過程への寄与とL錐体の黄-青反対色過程への寄与の仕方が異なるということを意味する。このことをもっと明確に示すために、図2・1・2では、465 nm光の網膜照度をパラメーターとして、黄-青均衡点での混色エネルギー比を黄色光の波長の関数として表示した。縦軸は、均衡点での黄色光に対する465 nm青色光のエネルギー比( $E_{465}/E_{\lambda}$ , B/Y比)で、図2・1・1の逆数である。横軸は黄色光の波長である。この図で、もし

線形性が成り立てば異なる照度の曲線はすべて1つの曲線に重なるはずである。従って、異なる網膜照度でのB/Y比の差が非線形の程度を表す。図から明らかなように、網膜照度を増加するとB/Y比は青反応が相対的に促進される(黄反応が相対的に減衰される)形で変化し、青反応の促進(黄反応の減衰)は黄色波長が長波長(赤っぽい)のほうが中波長(緑っぽい)よりも大きい。図の上方に示してある2つの曲線は、M錐体(一点破線)とL錐体(破線)の分光感度曲線(Smith and Pokorny, 1972)である。これを実験データと比較すると以下の3つの特徴がみられる。

- 1) 620 nmより長波長では、異なる網膜照度の曲線は互いにほぼ平行となり、曲線の形状はL錐体の分光感度曲線と類似している。
- 2) 網膜照度が1.05 t dと105 t dの曲線の間隔は、L錐体のM錐体の分光感度曲線の間隔と対応する。
- 3) 黄色光の波長を中波長へ変化すると、異なる網膜照度の曲線は重なり合うようになり、このことは非線形性の減少を意味する。

次に、黄-青色相打ち消し関数が加法閉包に従わないという性質を検討した。加法閉包であるとは、黄味を含む光と青味を含む光を混色して黄-青均衡点を求め、別の黄味を含む光と先の青色光を混色して黄-青均衡点を求めた時、これら2つの混色光を加えるとそれは黄-青均衡点となるということである。この性質を検討するために、黄色刺激を520 nm光と620 nm光の2色混色刺激として実験を行った。520 nm単独、620 nm単独と両者の混色(4つの混色比)の6条件について、465 nm青色光の網膜照度(1 t dから100 t dまで変化)の関数として黄-青均衡点を測定した。図2・1・3に2名の被験者について、6条件の結果を示している。縦軸は黄-青均衡点での青色光に対する黄色光の混色エネルギー比の相対値(対数単位)で、横軸は465 nm光の網膜照度である。各曲線は、0.477対数単位ずつ移動してある。図から明らかなように、黄色光に含まれる620 nm成分が増加するに伴い非線形性(水平線からのずれ)が顕著となる。

以上の結果から導かれる一般的法則は、乗法・加法則に関する非線形性は黄色光が長波長成分を多く含むほど顕著に現れるということである。この性質を起こす機構として考えられるのは、次のようなS錐体とL、M錐体間の相互作用



用である。即ち、L錐体信号はS錐体からの信号の利得を促進するように作用し、M錐体信号はS錐体からの信号の利得を減衰するように作用する。このような錐体間相互作用は、より具体的には、S錐体からの信号の利得がL錐体とM錐体間の差信号によって調整されることによって実現され、青反応の感度はL錐体興奮の増加によって促進され、この促進はM錐体の興奮の増加によって減衰される。もし、この仮説が正しければ、次のような予測が成り立つ。赤味がかった黄色（長波長）光（L錐体を刺激する光）でみられる黄-青色相打ち消し関数の非線形性の大きさは、M錐体を刺激する緑色光を加えることによって減少するであろう。この予測を検証するために以下の実験を行った。

465 nm光と620 nm光に固有色緑（黄味も青味も含まない緑）の497.5 nm光を加えて、黄-青均衡点を465 nm光の網膜照度（1 t dから100 t dまで変化）の関数として測定した。497.5 nm光と620 nm光の混色比は6条件（620 nm単独を含む）とした。図2・1・4は2名の被験者の結果である。縦軸は、均衡点での465 nm光に対する620 nm光の混色比（ $E_{620}/E_{465}$ ）の対数値で、横軸は465 nm網膜照度である。「緑色光を加えることによって465-620 nm色相打ち消し関数の非線形性が減じられ、その程度は緑色光成分の増加によって大きくなる」というのが先の仮説による予測である。図では、非線形性の減少は曲線の傾きの減少（水平線に近づく）として表される。定性的には、497.5 nm光/620 nm光の比が大きくなるにつれ傾きが減少しており、予測と一致する。曲線の縦軸方向への変化は非線形性とは関係のない変化である。予測の妥当性を定量的に評価するために、620 nm単独条件に対して各497.5 nm光/620 nm光の比について、回帰直線の勾配の統計的検定を行った。被験者内共分散分析の結果を示したのが表2・1・1である。表から、緑色光を加えることによって465 nm-620 nm色相打ち消し関数の非線形性が有意に減少させられることが明かである。非線形性の程度については個人差がみられ、被験者YEは被験者STに比べて非線形性の程度が大きい。この点については後で議論する。

ここで、赤色光に緑色光を加えることはL錐体とM錐体の光吸収量の比を変化させることであり、赤色光をより中波長光に置き換えることと等価である。

従って、黄-青色相打ち消し関数の非線形性はL錐体とM錐体の光吸収の比を実験的に操作することによってその程度を変化させることが出来、S錐体からの信号がL錐体によって促進され、この促進効果がM錐体によって減衰させられると結論することができる。

以上のことから、S錐体の信号は2段階で調整されると仮定することができる。第一段階は錐体段階で、信号利得はS錐体の光吸収によって制御される。第二段階は相互作用の段階で、信号利得はL錐体とM錐体の差信号によって制御される。

S錐体の感度がL錐体・M錐体信号によって変化させられることを示す研究は、順応効果に関するものがいくつかあり、次の3点にまとめられる。第一に、MollonとPolden(1979)及び、PughとMollon(1979)は、長波長光の背景順応刺激上に提示した短波長光に対する感度（S錐体機構の感度）が上昇することを見いだした。彼らはこれはS錐体機構の感度がL錐体機構によって制御されるためであると仮定している。第二に、長波長黄色光を消した直後に短波長光に対する感度（S錐体機構の感度）を測定すると著しい感度低下が見られる。この現象は一過性第3色盲（transient tritanopia）効果とよばれる。MollonとPolden(1979)はこの一過性第3色盲効果をおこす長波長信号の分光感度を色相置き換え法（hue substitution method、輝度一定で波長を変化する）によって測定した結果、S錐体機構の感度を制御する長波長信号は1種類の錐体から発するものではないことを明らかにした。第三に、Ciceroneら(1975)は、赤と黄の順応によって引き起こされる固有色青（赤-緑均衡）の移行は赤及び黄の順応によりS錐体の信号が相対的に促進されると仮定することによって理解できることを示した。これらの証拠は、S錐体信号の利得がL錐体とM錐体の間の拮抗からなる信号によって制御されるという先に述べた仮説と矛盾しない。

ここで、黄-青色相打ち消し関数に見られる個人差について考察する。上に示した結果では、被験者YEは被験者STに比べて非線形の程度が大きい。被験者STは正常色覚ではあるが、固有色黄波長が548 nm（被験者YEは570 nm）で平均的な波長値（570 nmあたり）よりもかなり短波長である。この被験者の示す赤-緑反対色反応関数からも（Ejima and Takahashi, 1984）、緑機構の感度が低下していることが示唆される。従って、黄-青色相打ち消し



関数に見られる個人差は赤-緑拮抗の差に帰することができる。

S錐体とL、M錐体間の相互作用に関する仮説によれば、従来の研究で示されてきた黄-青反対色過程の様々な非線形特性が理解できる。

#### 1) 固有色赤が不変色でないこと。

固有色赤(黄味も青味もない赤)はスペクトル単色光ではなく、青い短波長光と赤橙の長波長光を混色して得られる。Larimerら(1975)及びElzingerとde Weert(1984)によれば、光強度レベルを上げたときに固有色赤であるためには、赤に混色される青の光は、それが440nmより長い波長の青色光の場合は強度レベルの増加に伴ってより長い波長に変化させなければならず、440nmより短い波長の青色光の場合は強度レベルの増加に伴ってより短い波長に変化させなければならない。上の仮説によれば、青反応の相対的感度は黄色味がかかった赤の光が同時に存在すると上昇する。したがって、固有色赤を得るために橙の光に青の光を加えて橙の黄色味を消す時に、光強度レベルを増加すると、橙の光によって青の感度が上昇するため、黄味を打ち消すのに要する青色光はその波長が固定されていれば少なくとも済む。もし、混色比を固定して青色光の波長を変化するならばより青味の少ない紫(440nmより短波長)か、より青みの少ない青緑(440nmより長波長)へ変化させなければならない。

#### 2) 黄-青色相打ち消し関数の非線形性、黄反対色反応の非線形性

これについては、上の結果で説明した。

#### 3) 青反対色反応の線形加法性

IkedaとAyama(1980)は青反対色反応の線形加法性を次のような手続きで示した。黄色光の波長と強度を一定にし、これに対して色々な波長の青色光を加えて黄-青均衡点を求め、更に、2種の青色光の混色光についても同様の測定を行って、これらの結果から青反対色反応では線形加法則が成り立つことを示した。このような実験手続きでは、黄-青均衡点では常に同一の黄色光(同一波長、同一強度)が含まれているので青反応の感度は変化しない。従って、線形加法則が成立する。

以下では赤-緑色相打ち消し関数について検討した。特に、長波長の赤反応と短波長の赤反応の特性がどの様に異なるかに焦点をあてた。

まず最初に、赤-緑色相打ち消し関数が乗法閉包であるかどうかを検討した。5つの緑色光(500nmから540nmの内の5つ)について、赤-緑均衡点を赤色光の網膜照度の関数として測定した。赤色光は430nm(紫、1tdから200tdまで変化)か、670nm(黄味を含む赤、1.75tdから350tdまで変化)である。図2・1・5に2名の被験者の結果を示している。左の図は430nmの結果である。縦軸は赤-緑均衡点での430nm光に対する緑色光の混色比( $E_{\lambda}/E_{430}$ 、G/V比)で、各条件で200tdのデーターに対する相対値で示している。線形性(乗法閉包)が成り立てば、均衡点でのG/V比は一定となりデーター点を結ぶ線は横軸に平行な直線となるはずである。500nm緑色光についてはG/V比はほぼ一定であり、これは線形性が成り立つことを意味する。500nmは2名の被験者のほぼ固有色緑波長である。これに対し、520、530、540nm光では、結果は線形仮定による予測からずれ、光強度が増加すると赤-緑均衡のためにはより多くの黄緑色光を必要とする。ここで重要な点は、緑色光の波長が固有色緑より長い波長になると、短波長での赤-緑色相打ち消し関数は非線形となることである。図2・1・5の右図は670nm赤色光の結果であり、縦軸は赤-緑均衡点での670nm光に対する緑色光の混色比( $E_{\lambda}/E_{670}$ )で、各条件で350tdでのデーターに対する相対値で示している。670nmの結果は430nmとは異なる様相を示し、線形性が5つの緑色光条件全てで成立する。スペクトルの長波長領域では、赤-緑色相打ち消し関数が線形であることは、他の多くの研究でも確かめられている(Larimer et al., 1974; Cicerone et al., 1975; Ikeda and Ayama, 1980; Thornton and Pugh, 1983)。

以上の結果は、赤-緑反対色過程では短波長の赤反応はS錐体によって媒介され長波長の赤反応はL錐体によって媒介されることを確認するものである。そこで、次に問題となるのは、短波長の赤-緑色相打ち消し関数の非線形性はどのようにして起こるのかということである。上の結果及び今までの研究結果をみると、非線形特性が起こる条件は以下の3つにまとめられる。まず第一に、非線形性が起こるかどうかは、赤-緑均衡を得る混色の中に含まれる黄成分に依存する。これは、Ciceroneら(1975)によって示された、黄色順応によって固有色青波長(赤-緑均衡点)が移動することから示唆される。また、図2・



1・5の結果でも、非線形特性は520～540nmの黄緑光で現れていることから示唆される。第二に、非線形性は混色による飽和度の低下によって引き起こされる可能性がある。このことは、1章5節で述べたアブニー効果から示唆されるもので、白色光を加えることによって紫の光は赤味が増す（第1章5節、及び、Kurtenbach et al., 1984）。特に、紫の光に黄緑の光を加えた場合の方が固有色緑光を加えた時よりも飽和度は低下するので、これは、上の結果とも対応する。第三に、非線形特性は紫の光と長波長の赤の光を混色して、その赤味を緑色光で打ち消すときに起こる。これは、Ikeda と Ayama (1980)の示した紫の赤反応と長波長の赤反応の非加法性の結果から示唆される。

これら3つの可能性を確かめるために以下の実験では、430nm-500nm混色に更に、黄色、赤、または白色光を加えて赤-緑色相打ち消し関数を測定した。図2・1・5で示したように、430nm-500nm混色による色相打ち消し関数は線形である。上の3つの可能性が成り立てば、黄色光、白色光、または、赤色光をさらに加えることによって非線形特性が現れてくるはずである。加える光は、固有色黄（被験者YEは570nm、STは547.5nm）、580nm、600nm、620nmと8400Kの白色光の5種の光である。測定は、430nmに一定の混色比で上記の光を加え、その赤味を500nm光で消して得られる赤-緑均衡点を、430nmの網膜照度（0.5tdから50tdまで変化）の関数として測定した。白色光以外の単色光では0.5tdの430nmに含まれる青味が丁度打ち消される時の比率で黄色光または赤色光を混色して、比率一定で網膜照度レベルを増加した。白色光については固有色黄光の場合と同じ混色比とした。図2・1・6に2名の被験者の結果を示している。縦軸は加法性・線形性からのずれの量で、以下の手続きによって求められる量である。 $G_v(I_v)$ を、強度 $I_v$ の430nm単色光の赤味を打ち消すのに必要な500nm光の強度とする。 $G_a(I_a)$ を、強度 $I_a$ の黄色（または、赤色、白色）光に含まれている赤味を打ち消すのに要する500nm光の強度とする。光 $I_a$ を430nm光 $I_v$ に混色して、混色光の赤味を打ち消すのに要した500nm光の強さを $G_m(I_v, I_a)$ とする。もし、線形加法性が成り立てば、以下の関係式が成立する。

$$G_m(I_v, I_a) = G_v(I_v) + G_a(I_a)$$

非線形の程度（線形性からのずれ）Fは、次式で表現される。

$$F = \frac{\{G_m(I_v, I_a) - [G_v(I_v) + G_a(I_a)]\}}{[G_v(I_v) + G_a(I_a)]}$$

関数 $G_v(I_v)$ は図2・1・5に示したように $I_v$ の線形関数である。 $G_a(I_a)$ は測定により求めたが、固有色黄で0であり、その他では $I_a$ の線形関数であった。図2・1・6の縦軸は以上の手続きによって求めたF値であり、横軸は430nm光の網膜照度である。線形性が成り立てば、Fは0である。Fが正の場合は光を加えたことにより赤反応が促進されたことを意味し、Fが負の場合は減衰されたことを意味する。全ての条件でFの値は0からずれており非線形性は明かである。しかし、加える光の条件によって非線形の性質は異なっている。赤色光（600、620nm）または白色光を混色した条件では、赤反応は促進されてその大きさは網膜照度の増加に伴って増える。これに対し、黄色光（固有色黄または580nm）を混色した条件では、赤反応は減衰される。この条件でも赤反応の大きさが網膜照度の増加に伴って増えるという非線形性の点では、赤色及び白色条件と同様である。このことから2つの効果の存在が示唆される。一つは、赤反応が光強度の増加に伴って促進されるような非線形性である。この効果は、Ikeda と Ayama (1980)による促進型の非加法性、Takahashi ら(1985)による白色背景上で赤反応が増加する現象（第1章5節）、Kurtenbachら(1985)によるアブニー効果と対応する。もう一つは赤反応が全体として抑えられる効果である。この効果は、Guthら(1984)によって見いだされた、440nm光に固有色黄を混色してその強度を増加すると、その混色に含まれる赤味を打ち消すのに要する固有色緑の量は減少するということと一致する。

Ingling (1977)は、白色背景上に提示または白色光混色によって引き起こされる短波長の赤反応の促進効果を説明する以下のような仮説を提唱した。即ち、



短波長の赤反応はS錐体からの信号によってM錐体が抑制されることに帰せられ、この抑制はM錐体が活性化されているときのみ起こる (silent surround)。従って、S錐体信号は、M錐体信号が同時に存在する時に限って「赤」という感覚を生じるという仮説である。しかし、この仮説は次の点で妥当性を欠く。Ciceroneら(1975)は、黄色か赤色の光に順応した後で固有色青波長が長い波長へ移行することを示している。また、Ikeda と Ayama (1980)は、紫色光と赤色光を混色した時に促進性の非加法性が見られることを示している。これらの現象はいずれも黄色光か赤色光を操作した時に見られるので、この促進効果をM錐体の活動に結び付けるのは困難である。むしろ、これらの現象はL錐体に関与すると考える方が妥当と思われる。図2・1・6の結果もまた、刺激強度を増加したときの短波長赤反応の促進はL錐体の興奮を相対的に増加するような条件で起こることを明示している。従って、L錐体からの信号が、S錐体の光吸収に媒介される短波長赤反応の感度を決定するのに重要な役割を演じているとすることができる。

非線形性が顕著になる条件が、L錐体の興奮を相対的に増加させることである、という特徴は、短波長の赤-緑色相打ち消し関数と黄-青色相打ち消し関数に共通にみられるものである。このことから、両方の非線形性は共通の機構、即ち、S錐体からの信号をL錐体とM錐体の差信号によって制御する機構、によって起こると考えることができる。最近の生理学的研究でも、異なる錐体からの信号を統合する複雑な神経回路の存在を見いだしている (Tauchi et al., 1984; Djangoz, 1984)。

S錐体に関係する知覚過程の複雑な構造は、色覚の系統発生の観点からも興味をもたれている。ヒトを含む色覚をもつ霊長類では、第1色覚異常、第2色覚異常(赤・緑色盲)に比べて第3色覚異常(黄・青色盲)は発生率が非常に少ない。また、S錐体とL、M錐体では染色体で遺伝情報が書き込まれる部位が異なることも明らかにされている。これらのことは、赤-緑反対色系と黄-青反対色系の特性の違いは、適応的意味の違いを反映していることを示唆する。

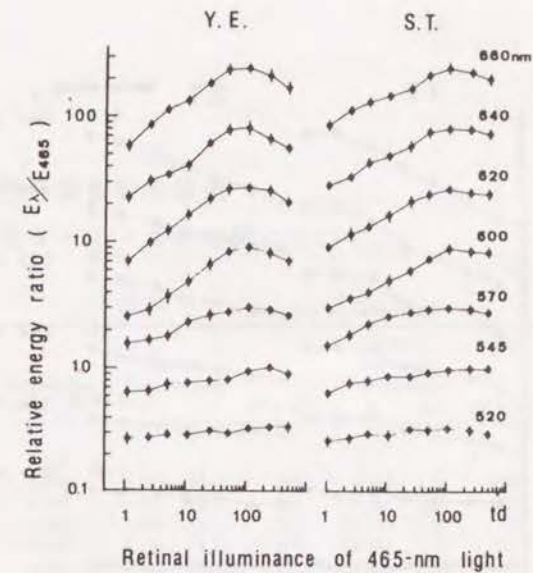


図2・1・1 黄-青均衡点でのY/B比の青色光網膜照度による変化

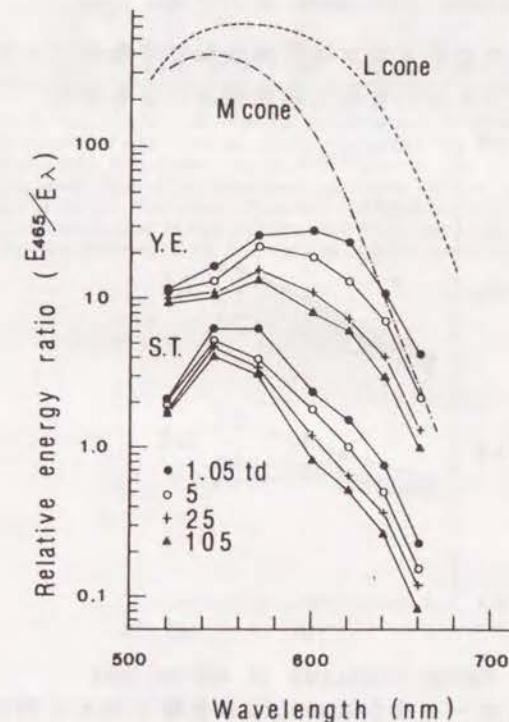


図2・1・2 図2・1・1の結果を、縦軸を逆数(B/Y比)、横軸を黄色波長として再表示したもの。上の曲線はL、M錐体の分光感度



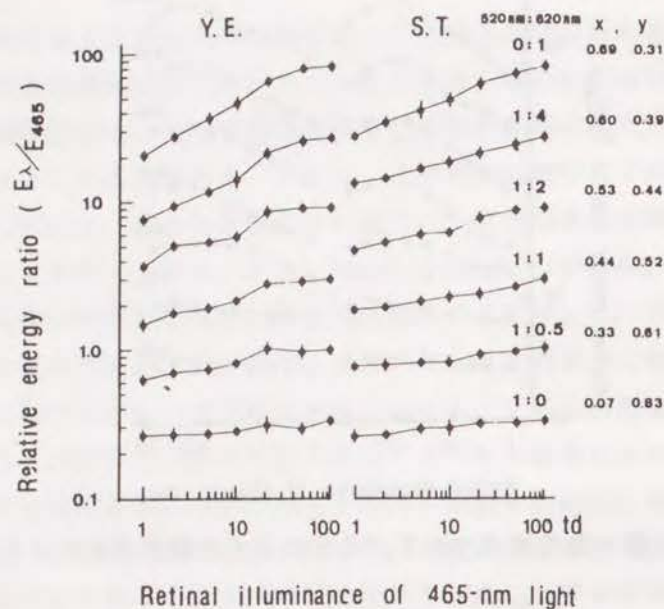


図 2・1・3 520 nmと620 nmの混色光に6条件について、黄－青均衡点でのY/B比の青色光網膜照度による変化

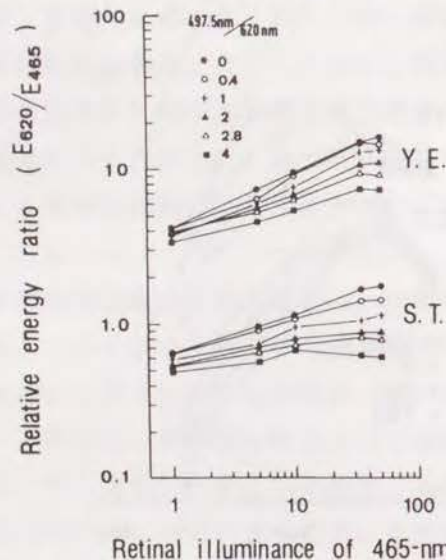


図 2・1・4 620 nm－465 nmに固有色緑を加えた時の打ち消し関数6つの497.5/620混色比について、Y/B比を青色光網膜照度の関数として表示

表 2・1・1 共分散分析の結果

図 2・1・4 の勾配について。

Analysis of covariance								
497.5/620 ratio	Regression coefficient	Test of homogeneity		(P < 0.05)	Test of regression coefficients		(P < 0.01)	Non-significant interval (465 nm td)
		F	d.f.		F	d.f.		
(Y.E.)								
0.0	0.353							
0.4	0.344	1.795	13,13	NS	0.165	1,26	NS	—
1.0	0.342	1.011	13,13	NS	0.341	1,26	NS	—
2.0	0.267	1.016	13,13	NS	21.154	1,26	*	0.06-1.06
2.8	0.249	2.110	13,13	NS	19.889	1,26	*	0.05-1.01
4.0	0.213	1.434	13,13	NS	66.560	1,26	*	0.07-1.41
(S.T.)								
0.0	0.257							
0.4	0.217	1.010	13,13	NS	4.800	1,26	NS	—
1.0	0.168	1.486	13,13	NS	18.594	1,26	*	0.04-1.03
2.0	0.141	2.375	13,13	NS	23.564	1,26	*	0.03-0.66
2.8	0.117	1.049	13,13	NS	56.425	1,26	*	0.09-0.53
4.0	0.052	1.515	13,13	NS	98.303	1,26	*	0.18-0.62

\*P < 0.01.

The regression for each level of the 497.5 nm/620 nm ratio against the 0 level was tested for each subject. First, the equality of error variances (homogeneity) was tested. The error variance equality was obtained (P < 0.05). This validated the test of the regression slopes. Then, the equality of regression slopes was tested. Some of the slopes were significantly different, which support our prediction mentioned in the text. The symbol (\*) denotes the significant difference in regression coefficient (P < 0.01). Nonsignificant interval represents the illuminance range of the 465-nm light, out of which the effect produced by the 497.5-nm light is significant (P < 0.01).



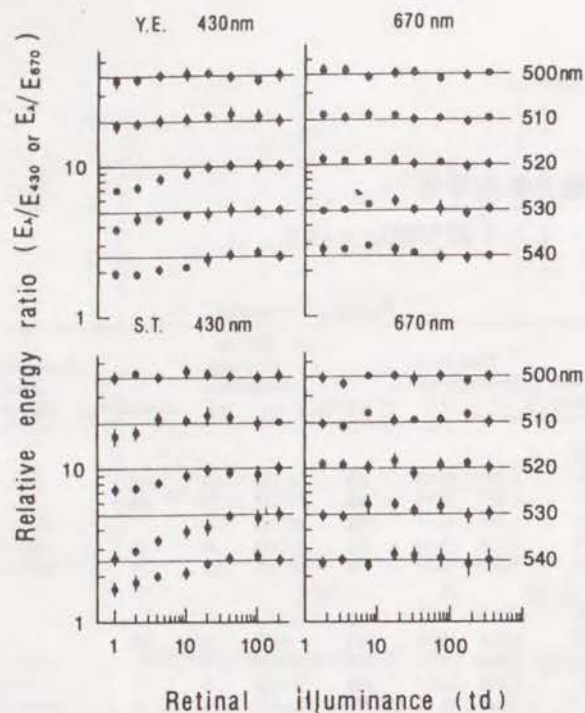


図 2・1・5 赤一緑均衡点での G/R 比の赤色光網膜照度による変化  
左：430 nm 赤色光、右：670 nm 赤色光

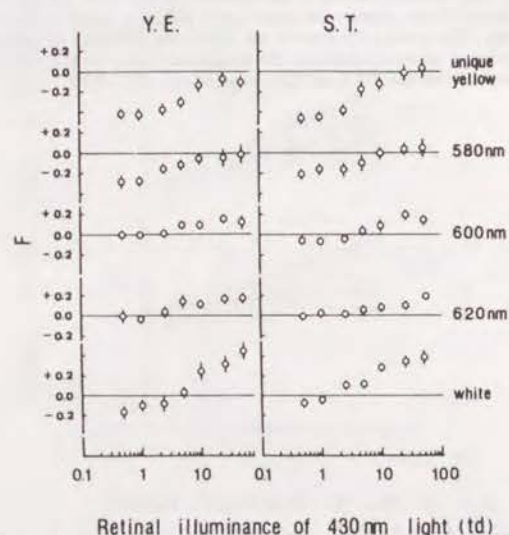


図 2・1・6 430 nm-497.5 nm に 5 種の光を混色した時の、赤一緑均衡点での非線形性の程度の紫色光網膜照度による変化

## 2 節 赤一緑反対色系の色一空間感度

周囲の状況が変化した時に、人間の眼の感度はどのように変化し、それはどのような機構により媒介されているのかという問題は、視覚研究の基本的問題である。従来の研究では、刺激条件の変化によって、明るさ系と反対色系が相互補完的に機能することが明らかにされているが、明るさ系と反対色系の関係については議論があり、未解決の問題がある。本節では、この問題を検討することによって反対色過程の刺激事態の変化による動態を明らかにする。

刺激条件による感度変化の問題は、白色背景上に提示された単色光の増分検出閾の測定によって検討されてきた。増分検出閾測定による結果では、刺激条件によって 2 つの相異なる分光感度曲線が出現する。背景光強度が低い、提示時間が短い、亦は、刺激の大きさが小さい条件では、1 つのピークをもつ緩やかな分光感度曲線となる。背景光強度が高い、提示時間が長い、亦は、刺激の大きさが大きい条件では、3 つのピークをもった分光感度曲線となる。増分閾分光感度曲線のこのような特徴を説明するために、互いに独立な明るさ系と反対色系の優位性の変化という仮説が提唱されてきた (Sperling and Harwerth, 1971; King-Smith and Carden, 1976; Ingling and Tsou, 1977; Kranda and King-Smith, 1979; Guthet al., 1980)。この仮説は、それぞれ固有の分光感度をもつ明るさ系と反対系の時間的特性、空間的特性の違いと、確率的加重、ベクトル加重、最も感度のよいチャンネルといった検出についての仮定によって、さきに述べた 2 つの増分閾分光感度曲線を説明する。この仮説が問題とするのは、特定の刺激条件の下ではどちらの系がターゲットの検出を媒介するのかということである。明るさ系の反応は、明順応 (King-Smith and Kranda, 1981)、輪郭マスキング (Forter and Snelgar, 1983) 等によって減少させられるといわれている。しかし、刺激条件によって反対色系から明るさ系へ、亦は、その逆への移行がどのようにして生じるのかということについては、明確な答えは得られていない。

これに対し、最近の研究ではこの仮説で反対色系と明るさ系について仮定されている性質について疑問を投げかけるものが増えている。Finkelstein と Hood (1982, 1984)、Hood と Finkelstein (1983) は、白色背景上に短時間提



示される小さい色光に対する増分閾値の測定結果が上記の仮説とは符合しないことを指摘している。上記の仮説では、このような条件では増分閾は明るさ系によって決まると予測する。しかし、Hood と Finkelstein は、大きい刺激も小さい刺激も共に反対色系によって検出されること、そして、反対色系の分光感度曲線自体が与えられる刺激変数の変化に伴って変化するという仮説を提唱している。Ingling と Martinez-Uriegas (1983, 1985) は、赤-緑反対色機構に対して空間・時間・色 (spectral variable) 変数の間に相互作用を引き起こすような機構を仮定している。これらの研究では、色機構は刺激条件によって反対色特性と明るさ特性の両方を持ち得ることが仮定されている。このような仮説は、検出過程についての現行のモデルの再考を促す。

以下の実験では、増分閾の測定を行うことによって、色の符合化機構での空間的相互作用を明らかにすることを目的とする。このために、空間周波数の概念を用いてテスト光の空間的広がりを体系的に変化する実験を行った。

#### 増分閾分光感度にみられる反対色過程の色-空間感度の実験による検討

図 2・2・1 は実験に用いた刺激布置と刺激の空間的輝度分布を示している。テスト刺激は縦縞の格子で、均一な白色の円形背景 (大きさ視角 10 度) 上に提示した。格子の空間周波数 (1 サイクルが被験者の眼に張る視角の逆数) は 0.66 から 11.39 c/deg まで変化した。テスト刺激の大きさは視角 3 度×3 度である。白色背景は常に提示し、その上に 500 msec 間テスト刺激を 2 秒間隔で提示した。刺激は 3 チャンネル・マックスウェル視光学系によって提示した。1 チャンネルは白色背景光を提示し、他のチャンネルは単色光を提示した。白色光の色温度は 8700 K である。増分検出閾値の測定にあたっては、被験者は格子の縦縞が見えるかどうかにかかわらず、テスト刺激があるかどうかを判断基準とした。増分検出閾値はランダム・ステアークース法 (Cornsweet, 1962) によって決定した。被験者は 2 名、いずれも正常色覚者である。

まず最初に、テスト格子に対する増分検出閾をテスト単色光波長 (430 から 680 nm まで変化) の関数として測定することによって増分閾分光感度曲線を求めた。格子の空間周波数は 4 条件 (0.66, 1.5, 3.38, 7.

6 c/deg) で、白色背景光強度も 4 条件 (1, 10, 100, 1000 td)、計 16 条件について分光感度曲線を測定した。図 2・2・2 は 2 名の被験者の 16 条件の結果を示したものである。各空間周波数条件について、4 つの分光感度曲線は 4 背景強度条件に対応している。縦軸は閾での放射エネルギーの逆数で定義される感度を対数単位で表示しており、0.66 c/deg、1 td 条件での 540 nm の感度を 1 として相対化したものである。2 名の被験者で結果の示す傾向は同じである。空間周波数が低いとき、分光感度曲線は背景強度の増加に伴って典型的な変化を示す。背景光強度が低いと 1 つのピークを持った緩やかな分光感度曲線になり、背景光強度が高くなるにつれ 450、530-540、610 nm 辺りに 3 つのピークが現れ、さらに、このピークが顕著になっていく。背景光強度に伴うこのような変化は、提示時間が長く大きな刺激に対する中心視での検出閾で典型的に見られるものである (Sperling and Harwerth, 1971; King-Smith and Carden, 1976; King-Smith and Kranda, 1981; Kuyk, 1982)。このような特徴は、空間周波数を高くして行くととはっきりしなくなる。7.6 c/deg 条件では、背景光強度が 1000 td に達しても明確な 3 つのピークはみられず、その代わりに、450 と 550-560 nm に 2 つのピークが現れる。550 nm に 1 つのピークをもつ曲線は提示時間が短く小さい刺激に対してみられる分光感度曲線である (Finkelstein and Hood, 1982, 1984; Kuyk, 1982)。結果の全体的傾向は次の 3 点に要約できる。

- 1) 最も低い背景光強度 (1 td) では、分光感度曲線の形には空間周波数による差はなく、540-560 nm に 1 つのピークをもつ。
- 2) 背景光強度を増加した時に空間周波数に拘らず起こる変化は、450 nm 付近のピークが現れそれが顕著になることである。
- 3) スペクトルの緑～赤の領域では、ある背景光強度での感度曲線の形状は空間周波数に強く依存する。低空間周波数では、530-540 nm と 610 nm あたりにピークが現れ、570 nm の谷は背景光強度が高い時かなり深くなる。これに対して、高空間周波数ではすべての背景光強度で感度曲線の形は 550-560 nm に 1 つのピークをもつ曲線である。570 nm の谷は赤-緑反対色系の特徴を示しており、550 nm 付近に 1 つのピークをもつ曲線は明るさ系の感度曲線に帰せられる。最初にあげた独立な



反対色系・明るさ系の仮説では、明るさ系は反対色系に比べて時間解像度・空間解像度が優れていること、及び、明順応は明るさ系を反対色系よりも順応させることを仮定する。上に示した実験結果で、空間周波数の減少、背景光強度の上昇に伴ない1つのピークの曲線から3つのピークの曲線へ変化するという特徴は、この仮説と定性的に対応する。しかし、次の点で実験結果は仮説による予測と一義的には対応しない。第一に、7.6 c/degに対する増分閾分光感度曲線は高い背景光強度でも1つのピークをもつ曲線であるが、背景光強度の増加によって曲線の形状は不変ではなく狭い関数となる。第二に、背景光強度を増加すると、全ての空間周波数で530 nm辺りの緩やかな感度減少と600 nm付近の緩やかな感度上昇が見られる。この傾向は空間周波数によらない。第三に、450 nm付近のピークの出現は全ての空間周波数で同じように起こる。以上の特徴が意味することは、高背景光強度、高空間周波数条件で得られる明るさ機構は低背景光強度で得られる明るさ機構の分光感度とは異なるということである。背景光強度を下げることで空間周波数を高くすることは検出過程に対し異なる効果を及ぼし、先の仮説では説明できない。

ここで考えられる一つの要因は、桿体の侵入効果である。網膜黄斑部の桿体(macular rods)は黄斑色素での光吸収分を換算すると520 nm辺りに最大感度をもつ。このピークは上の実験結果で高背景光強度・低空間周波数条件でみられた530 nmのピークに近い。Makous とPeeples (1979)、Benimoff ら(1982)によれば、錐体と桿体の相互作用は、順応光強度が比較的高い時に最も顕著となる。また、Alpern (1965)、Foster (1976)、Barris とFrumkes (1978)、Buck とMakous (1981)、Stromeyer とHill (1983) Buck (1985)らによれば、錐体と桿体の相互作用は、テストと順応野の時間的・空間的配置に依存する。従って、桿体の影響の可能性は排除できない。錐体と桿体の相互作用を考える時に重要なことは、光に対する反応において錐体と桿体は興奮性で結合されるという事実である(Ikeda and Urakubo, 1969; Drum, 1982, Benimoff et al., 1982)。これに対して、反対色過程の活動は異なる種類の錐体からの信号が抑制的に結合され、明るさ系の活動は異なる種類の錐体の信号が興奮性で結合される。明確な結論を得るためには、検出過程で起こっている受容器間の相互作用の性質を明かにすることが必要となる。このため以下の実験では、混

色光に対する加法性を検討した。

加法性の検討は500 nmと640 nmの単色光を用いて行った。増分検出閾を、500 nm光単独、500 nm/640 nm混色比が2.0、1.0、0.5、と640 nm単独の5条件で測定した。このような測定を空間周波数(0.66から11.39 c/degまで変化)の関数として行った。白色背景光強度は1 tdと1000 tdの2条件である。加法性は次式によって表現される。

$$\sigma = \log [(E_{am}/E_{a0}) + (E_{rm}/E_{r0})]$$

ここで、 $E_{am}$ と $E_{rm}$ は500 nmと640 nm混色光の検出閾での500 nm、640 nm成分光の光強度であり、 $E_{a0}$ と $E_{r0}$ は500 nmまたは640 nmが単独で提示された時の検出閾光強度である。 $\sigma$ の値は、単独提示条件に対する混色提示条件の相対的検出力を表しており、0は完全な線形加法性を意味する。 $\sigma$ が正の値は半加法性または部分的加法性(subadditivity 亦は partial additivity)で、確率的加重(probability summation)または打ち消し効果(cancellation effect)を含む。 $\sigma$ が負の値は過加法性(superadditivity)を意味する。図2・2・3は、2名の被験者の結果である。3つのグラフは3つの混色比条件で、白丸は1 td背景光強度、黒丸は1000 td背景光強度である。縦軸は $\sigma$ の値で横軸は空間周波数である。1 td背景条件では、テスト混色に対し線形加法性がほぼ成立し、これは空間周波数や混色比によらない。これとは対照的に、1000 td背景条件では、半加法性を示す。線形加法性からのずれは空間周波数に強く依存し、半加法性は空間周波数が低くなるほど顕著である。ここでまず、桿体の効果を考察する。Benimoffら(1982)は、500 nm光を桿体一偏倚刺激、640 nm光を錐体一偏倚刺激として、明るさマッチングと直接評定法により、閾上での桿体一錐体相互作用の性質を調べた。彼らの結果は不完全な加法性を示し、それは線形加法性よりは大きい半加法性(確率的加重またはベクトル加算)よりは小さかった。図2・2・3に示した結果は、1000 td、低空間周波数では打ち消し効果(半加法性)である。このことから、高背景光強度・低空間周波数条件で現れる530 nmのピーク



は桿体に因るものではないことが明かである。次に、明るさ系の寄与を検討する。明るさ系は定常状態では線形加法性をもち、どんな刺激に対してもその反応は光量子吸収速度に比例し、これは光量子の分光組成、波長によらない。従って、もしテスト刺激の検出が明るさ系によるならば、異なる波長の混色光に対する感度は線形加法則に従う。図2・2・3の1 t d背景条件はほぼ線形加法性を示しており、明るさ系の寄与を意味する。これに対し、1 0 0 0 t d背景条件は半加法性であり、明るさ系は検出に寄与しない。半加法性は、確率的加重か打ち消し効果を意味するが、確率的加重では半加法性が空間周波数に依存することを説明できない。というのは、 $\sigma$ 値導出の基本となる閾値測定は空間周波数毎に行われており、空間周波数によって確率的加重が変化したとしてもその効果は $\sigma$ には反映されない。従って、図に示された半加法性は打ち消し効果であり、1 0 0 0 t d背景光強度条件では、空間周波数が高くてもその検出は反対色系によって媒介されているといえることができる。高空間周波数では分光感度曲線の形は1つのピークであり、明るさ系の感度と類似しているが、検出でみられる半加法性はこれが反対色系の反応を反映していることを示している。従って、背景光強度が高ければ、刺激の空間特性に拘らず刺激の検出機構は反対色過程を含むことを意味する。ここで問題となるのは、反対色過程によって決まるはずの分光感度曲線が、何故、空間周波数によって形が変化するかという問題である。このことを明らかにするために、以下では、錐体間の抑制的相互作用の性質をその空間的性質に注目して更に検討する。

検出閾の特性をそれに関与する機構の空間的相互作用の特性と関係づけた研究としては、明順応過程に関する以下の研究がある。増分検出閾を背景強度の関数として測定して得られる関数は閾-強度曲線 (threshold vs intensity curve または、t.v.i. curve) と呼ばれる。このt.v.i.曲線は、一般に、背景強度を増加すると、最初曲線の勾配は小さく、次第に勾配が急となり、十分に大きな背景光領域を用いた場合はいわゆるウェーバーの法則 (Weber's law) に従う。低い背景強度では、多くの場合、閾値は背景強度の平方根の逆数に比例する。これはデヴリース・ローゼの法則 (de Vries-Rose law) または平方根法則と呼ばれ、光の検出が光量子ノイズによって制限されると仮定することによって理論的に導かれる (de Vries, 1943; Rose, 1948)。これに対して、

高い背景強度でウェーバーの法則が成立することについては、受容野の周辺機構の拮抗作用に起因するという仮説 (Barlow, 1957; Barlow and Levick, 1976; Lennie, 1979; Enroth-Cugell and Lennie, 1975) と、受容器内の反応圧縮に起因するという仮説 (Boynton and Whitten, 1970, 1972) がある。ウェーバー法則の基盤となる順応過程に関する最近の研究で、ウェーバー法則は引算的抑制段階が働いて錐体が飽和状態に達するのを防ぐ機構の働きを反映していることが実証された (Hood et al., 1978; Geisler, 1981; 1983; Buss et al., 1982)。特に、Bussら (1982)は、背景の大きさを小さくすると増分閾感度は極端に悪くなる (錐体飽和状態) ことを示し、側抑制作用は広範囲の照度変化で明所視の感度を正常動作状態に保つために重要な過程であることを示唆している。以上のことから、t.v.i.曲線を測定することによって、その勾配から側抑制 (錐体間の空間的相互作用) を評価することができる。以下では、t.v.i.曲線を測定し、空間周波数による効果を錐体間相互作用と関連づけて検討した。

テスト格子刺激は単色光で、波長は3条件 (450、530、600 nm) である。これらの波長は空間周波数による効果の最も大きいものである。単色光テスト刺激に対する増分閾は背景光強度 (1 t dから2 0 0 0 t dまで変化) の関数として測定した。空間周波数は4条件で、0.66、1.5、3.38、7.6 c/degである。図2・2・4~6は、それぞれ450 nm、530 nm、600 nmテスト刺激についての2名の被験者の結果である。4つのt.v.i.曲線は4つの空間周波数条件の結果を表している。縦軸は閾値での放射エネルギーを対数単位で表示しており、空間周波数による4つの曲線は1対数単位ずつずらしてある。図に示した曲線は、一般的なt.v.i.曲線の特性を表しており、高背景光強度で傾きは約1.0となる。図中で、1 0 0 t d以上の高背景強度について示した実線は、データ一点に近似する勾配1.0の直線である。背景光強度1 0 0 t d以上では、3波長条件・4空間周波数条件すべてでウェーバーの法則 (閾値と背景光強度の比は一定) に従う。背景光強度が1 0 0 t d以下では、勾配は約0.5となる (図中で、1 0 0 t d以下の背景強度について示した実線はデータ一点に近似する勾配0.5の直線である)。勾配0.5の直線はデヴリース・ローゼの法則 (閾値は背景強度の平方根に比例) が成り立つことを意味する。低い背景光強度では、この平方根法則からの測定値の



ずれが少しみられるが、この要因は3つあり、1つは、増分検出が錐体から桿体へ移行するという要因であり、もう1つは、錐体と桿体の相互作用である (Temme and Frumkes, 1977; Stromeyer and Hill, 1983; Alexander and Kelly, 1984; Levine and Frishman, 1984)。さらに考えられる要因としては、刺激が矩形波であり低空間周波数成分を含んでいることである。450 nmの結果は530 nmと600 nmとは少し異なり、低い背景光強度で勾配は0.5より僅かに急で、高い背景光強度では1.0より僅かに小さい。図に示した結果と同様の結果が、van NesとBouman (1967)によって正弦波刺激を用いて得られており、彼らは、背景光が300 t d以下でデヴリース・ローゼの法則が成り立ち300 t d以上でウェーバーの法則が成り立つことを示した。図に示した結果との量的違いは、刺激パターンの違い (矩形波と正弦波)、及び、反応基準の違い (増分検出閾とコントラスト閾) によると考えられる。図2・2・4～6から明らかなことは、背景光強度100 t d以上では、3波長条件・4空間周波数条件すべてでウェーバーの法則が成立していることであり、これは、背景光が100 t d以上では、増分閾は側抑制という空間相互作用を伴う色符号化機構によって媒介されていることを意味する。

Green (1968) とKelly (1973)は、色順応条件下で正弦波格子パターンコントラスト閾を測定した。彼らの結果は、色順応しない条件では低空間周波数で感度が低下するが、色順応によって赤機構と緑機構を分離すると低空間周波数での感度の低下が有意に減少することを示している。コントラスト閾では、高空間周波数に対する反応は受容野の中心機構によって影響され、低空間周波数に対する反応は中心機構とそれに拮抗する周辺機構の両方によって制御されることが考えられている (Enroth-Cugell and Robson, 1966; Kelly, 1973)。このことから、Kelly (1973)は、赤機構と緑機構には、機構内での空間的抑制と赤-緑機構間での空間的抑制があり、低空間周波数でみられる感度低下は、空間と色の両次元で中心機構と拮抗する周辺機構の活動によると示唆している。側抑制性を一層明かにするために、以下では周波数特性を測定した。

テスト格子刺激は単色光で、波長は3条件 (450、530、600 nm) である。これらの波長は空間周波数による効果の最も大きいものである。単色光テスト刺激に対する増分閾は空間周波数 (0.66から11.39 c/d)

gまで変化) の関数として測定した。背景光強度は2条件で、1 t dと1000 t dである。図2・2・7は、450 nm、530 nm、600 nmテスト刺激についての2名の被験者の結果である。白丸は1 t d背景、黒丸は1000 t d背景の結果を表している。縦軸はそれぞれの最大感度を1とした相対感度 (閾値での放射エネルギーの逆数) を対数軸で表示しており、横軸は空間周波数である。1 t d背景では、3波長条件すべてで、感度は空間周波数の増加に伴って単調減少する。1000 t d背景では、530 nmと600 nm条件では感度が高空間周波数だけでなく低空間周波数でも低下する。450 nmでは低空間周波数での感度低下は見られない。低空間周波数での感度の低下が受容野の周辺機構の側抑制に因るものと仮定すると、530 nmと600 nmの結果は、そのような側抑制が高い背景光強度で働いていることを示す。この側抑制効果は、背景強度が低くなると減少する。

側抑制という概念によれば、図2・2・2の結果から示唆された背景光強度と空間周波数の効果が異なるということが理解できる。即ち、背景光強度は受容野の周辺機構の働きに影響し、強度が強くなると周辺機構による側抑制が大きくなる。これに対して、空間周波数は受容野内の空間的加重に影響すると考えられる。

以上の結果から、図2・2・2に示した増分閾分光感度曲線の形が背景光強度、空間周波数によって変化するという特徴は、従来提唱されてきた、独立な明るさ系と反対色系の優位性の変化という仮説では説明できないことが明らかとなった。テスト混色による加法性の結果は、半加法性が空間周波数に依存することを示し、これは、L錐体とM錐体が空間的に拮抗的相互作用をしていることを意味する。t.v.i.曲線および空間周波数感度曲線は、高い背景光強度では側抑制が働くことを示し、背景強度と空間周波数の効果の質的違いを明らかにした。これらの結果は、反対色系の分光感度は固有で不変なものではなく、刺激変数の変化によって変動するという仮説を支持する。更に、ここで明かにされた重要なことは、この反対色系の分光感度の変化は感度調整という役割を果たす側抑制によって媒介されていることである。この考えを支持する証拠として以下の研究があげられる。第一に、Barlow (1957)、Hayhoe (1979 a, b)、Barlow とLevick (1976)、Lennie (1979)、Bussら (1982)が示しているように、



暗順応・明順応過程への刺激の大きさの効果は受容野の中心一周辺拮抗を仮定することによって説明できる。また、Enroth-Cugell と Robson (1966) によって示されたように、明順応による空間周波数伝達関数の変化もまた受容野の中心一周辺拮抗を仮定することによって説明できる。第二に、Mollon と Polden (1979)、Pugh と Mollon (1979)、Mollon (1980)、Wandell と Pugh (1980 a, b)、Dain と King-Smith (1981) は、検出閾と時間的統合過程の結果は、錐体だけでなく反対色過程で錐体の感度が別の錐体の信号によって制御されると仮定しなければ、説明できないことを示している。第三に、多くの生理学的研究では、サル視覚系の RG 反対色応答細胞の分光感度が、刺激の大きさによって反対色性から非反対色性へ変化することが明らかにされている (Wiesel and Hubel, 1966; de Monasterio and Gouras, 1975, Kruger and Gouras, 1980; Zrenner, 1983)。以上のことから、反対色過程の分光感度特性は受容野特性に因って、刺激変数の変化に応じて変動することが明かとなった。

ここで、一つ重要なことは、スペクトルの短波長領域と中・長波長領域では感度特性が異なるということである。最も顕著な違いは空間的性質である。短波長の光に対する感度は空間周波数の影響を受けないが、中～長波長の光に対する感度は空間周波数によって変動する。即ち、分光感度曲線の 450 nm のピークは空間周波数に関係なく背景光強度が増加すればはっきり現れてくる。また、空間周波数感度曲線は、450 nm の光では 1 t d でも 1000 t d でも感度低下は高空間周波数のみで起こり、中・長波長のような低空間周波数の感度低下が起こらない。低空間周波数での感度の低下は受容野の空間的中心一周辺拮抗によることは先に述べた。450 nm の t.v.i. 曲線は、高い背景光強度でほぼウェーバーの法則が成立していることから、検出過程で抑制機構が働いていることは明かである。S 錐体の感度が他の錐体によってコントロールされていることは 1 節でも示した通りである。これらのことから、S 錐体から入力を受ける黄－青反対色過程は、赤－緑反対色過程とは異なる受容野特性をもち、恐らく、周辺機構と中心機構は空間的には拮抗していないと考えられる。多くの生理学的研究では、S 錐体から入力を受けていると思われる YB 反対色応答神経細胞の受容野の構造を測定によって決定するのが困難であることを報告している (Creutzfeldt et al., 1979; de Monasterio and Gouras, 1975;

Zrenner and Gouras, 1981)。これは、黄－青反対色過程が色次元では拮抗しても、空間的に明確な中心一周辺拮抗をもたないためであると考えられる。

これに対して、スペクトルの赤～緑領域の結果は、赤－緑反対色過程が、色の次元と空間次元で拮抗的相互作用を含むことを示唆している。Ingling と Martinez-Urieegas (1983) は、中心一周辺拮抗の同心円受容野が中心機構は L 錐体入力を受け周辺機構は M 錐体入力を受けることによって構成される r - g (赤－緑) 反対色細胞を考え、色変数と空間変数がどの様に相互作用するかを形式的に考察した。彼らの形式的表現は、いままで述べられたスペクトルの赤～緑領域の結果を理解するのに適切な表現となる。同心円受容野の線形解析に基づく、r - g 細胞の分光感度・空間的感度は次式で表せる。

$$R \cdot f_c + G \cdot f_s = (1/2) (R + G) (f_c + f_s) + (1/2) (R - G) (f_c - f_s)$$

ここで、R と G はそれぞれ L 錐体、M 錐体の分光感度であり、 $f_c$  と  $f_s$  はそれぞれ受容野の中心加重領域と周辺加重領域の点重み関数である。色次元では、(R + G) 信号の反応は非反対色性 (明るさ) を示し、(R - G) 信号の反応は反対色性を示す。空間周波数次元では、( $f_c + f_s$ ) は帯域通過型 (低周波数と高周波数で感度低下) の反応特性を持ち、( $f_c - f_s$ ) は低域通過型 (高周波数で感度低下、低周波数では低下しない) の反応特性を持つ。従って、上式の予測は、低空間周波数刺激に対しては、( $f_c + f_s$ ) 反応が減少させられるので、分光感度は反対色性を示す。高空間周波数刺激に対しては、( $f_c - f_s$ ) 反応が減少させられるので、分光感度は加法性 (非反対色性) を示す。この予測を、図 2・2・3 の結果と照らし合わせてみると、1000 t d 背景で反加法性 (反対色性) 効果は空間周波数が高くなるほど減少しており、予測と一致する。従って、赤－緑反対色系の分光感度は、刺激の空間変数によって変化することが示唆される。この赤－緑反対色過程の空間変数による分光感度の変化という概念は、明るさ・形は明るさ系で、色は反対色系で媒介されるという従来の単純な図式では、色・形の知覚過程は捉えられないことを示している。



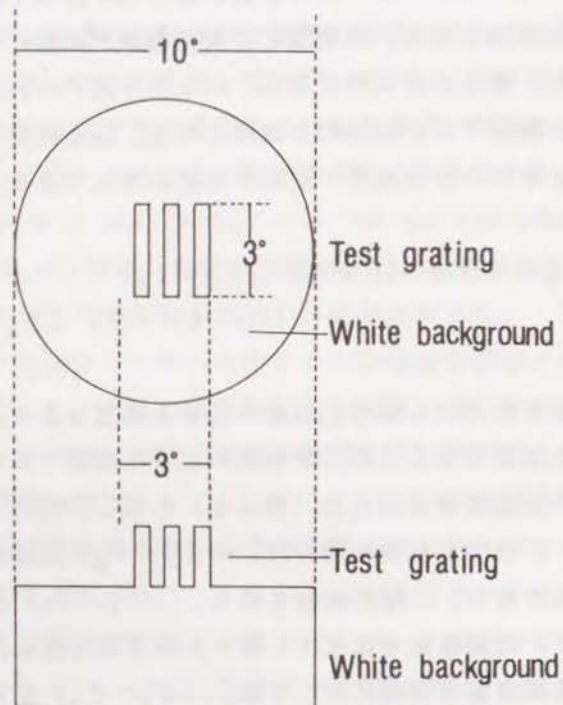


図 2・2・1 刺激布置と刺激の輝度分布

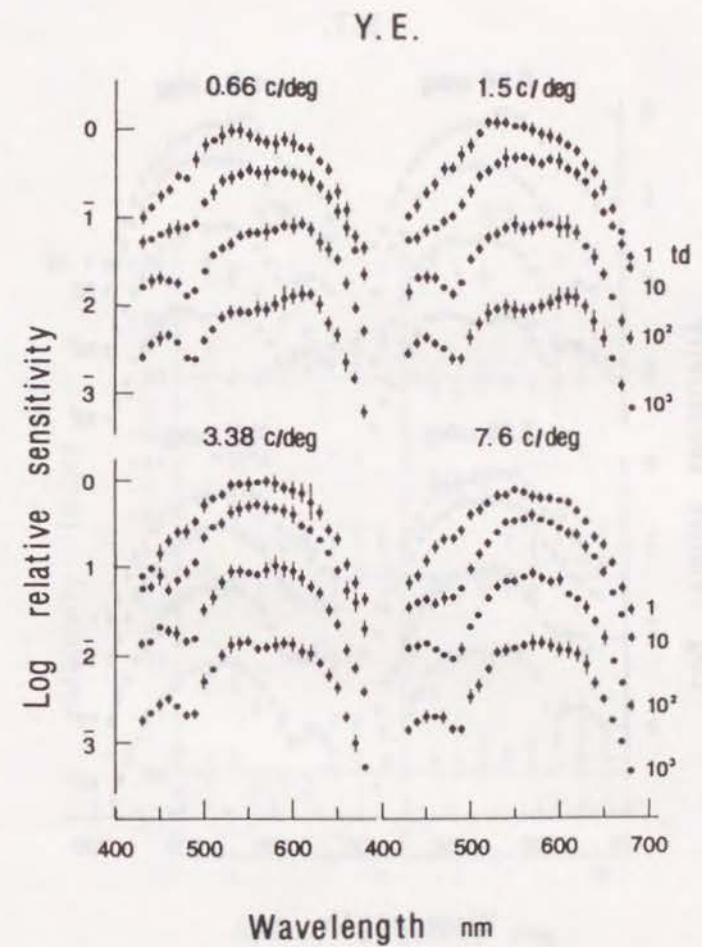


図 2・2・2 空間周波数、背景光網膜照度の変化による増分閾分光感度曲線の変化 (被験者 Y E)



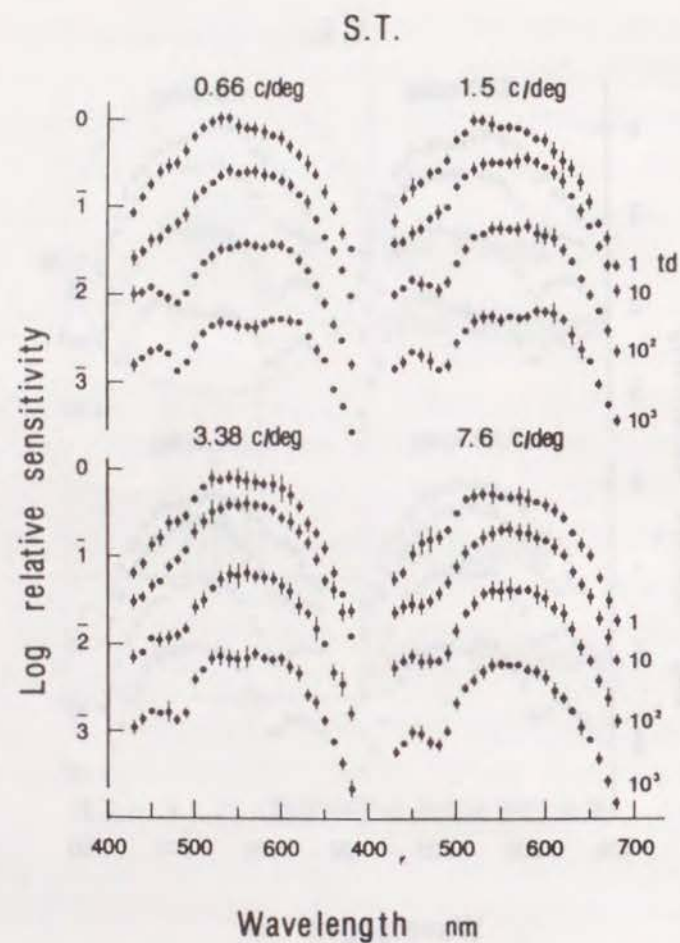


図 2・2・2 空間周波数、背景光網膜照度の変化による増分閾分光感度曲線の変化 (被験者 S T)

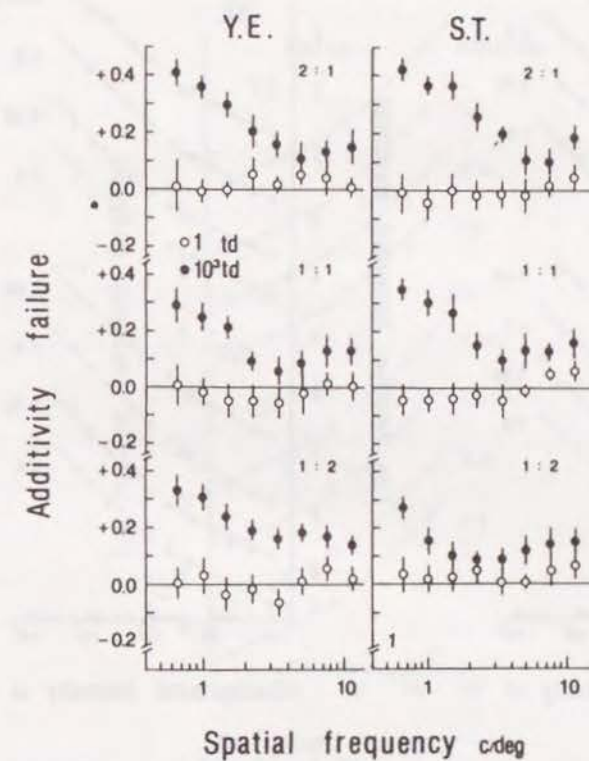


図 2・2・3 500 nm と 640 nm 混色光に対する増分閾感度の非加法性の空間周波数依存性



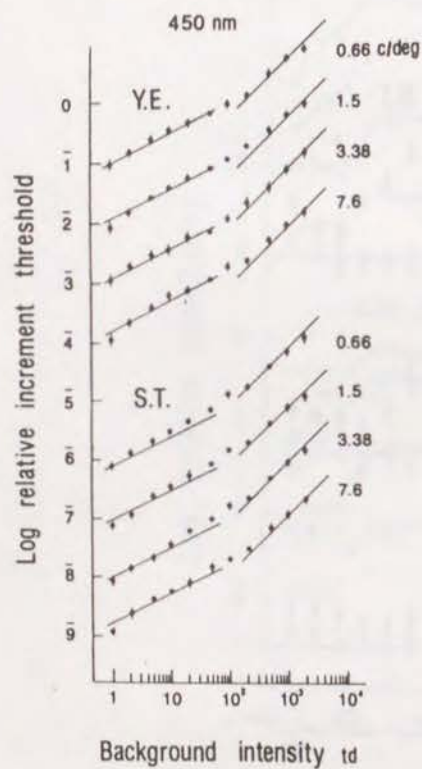


図 2・2・4

450 nm 光の t.v.i. 曲線

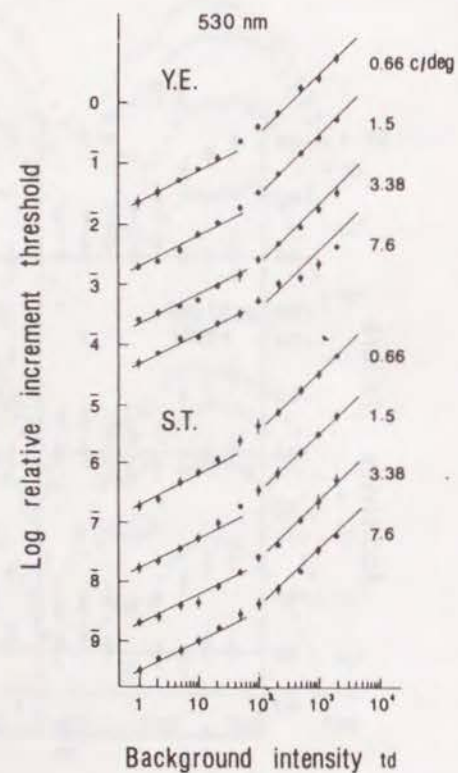


図 2・2・5

530 nm 光の t.v.i. 曲線

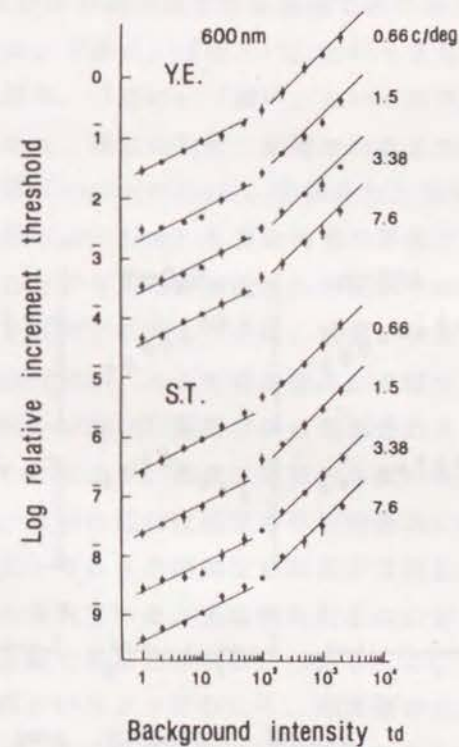


図 2・2・6

600 nm 光の t.v.i. 曲線



### 第3章 色と形：知覚の体制化における色の役割

#### 1節 色と形態の相互依存性

前章までは、純粋な色の印象そのものについて、色相・明るさ・飽和度の3つの次元にそって変化する色知覚の現象的側面と現象の基盤となり知覚次元を生成する赤-緑・黄-青反対色過程の分析によって、物理的・生理的・心理的過程の対応関係を明かにした。このような純粋の色の質の知覚は実験室の統制された条件下で観察されるものであり、序文で述べたように、日常的には色は特定の知覚的構造との関連の中で経験される。本章では、体制化された構造（Gestalt）として視野の分節が成立する過程で色の果たす役割を検討する。

知覚体験の中では、「赤い」「明るい」といった色の印象と「丸い」「四角い」といった形の印象、「近い」「遠い」といった奥行きや空間の印象は異なる性質として体験され、独立に判断・記憶されるように思われる。”形”とは視野（空間）の分節（segregation）、分節された領域または体積としての形、群化・布置された群（grouping）を含む知覚の側面である。これに対し、色や明るさは、分節され形が与えられ布置された質料（material）という知覚の側面である。色と形を区別する考え方では、感覚に由来する（sensory origin）質料与件（material data）として色を捉え、5感を超えたいわば超感覚に由来し（extra-sensory origin）質料与件に重ね合わせられたものとして形・関係・布置を考えることにより、両者に本質的な違いを想定する。形態の抽出は抽象の本源であり、形態の認知は感覚与件を能動的に組立て客観化するものとして捉えられ、色彩・明るさの認知はそれ自身客観化を許さない受動的・直接的なものとして考えられている。色は眼を射るのに対し、形態は知覚世界に秩序と構造を与える基盤であるとされる。しかし、このような色知覚と形態知覚の区分は、知覚過程というよりはむしろ、知覚複合と記憶痕跡・注意の過程・言語表出との統合としての反応にあてはまるものとして考える方が妥当であるように思われる。ロールシャッハ・テストで色彩反応・形態反応のどちらが優位であるかが情緒や人格特性と関連づけられる所以はここにあると考えられる。我々の経験のある側面は知覚で、別の側面は注意や記憶であり、知覚的現象と

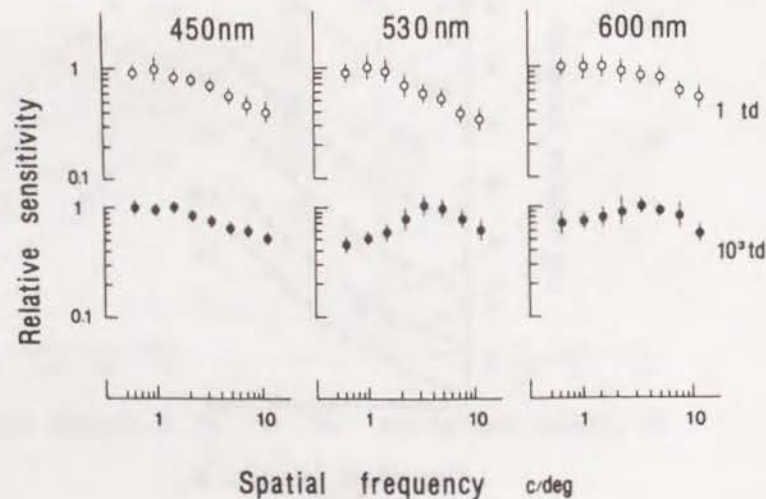


図2・2・7 増分閾感度の空間周波数特性



注意 (attention) や記憶の現象は通常明確に区別される。知覚過程の生理学的座 (locus) は、知覚複合と記憶痕跡・注意の過程・言語表出との統合過程の座よりも末梢的と考えるのが妥当であろう。この意味で、知覚過程においては、色と空間・形を独立したものと捉えるよりも、それらを相互依存性の中で捉える方が自然であるように思われる。

実際に、知覚現象では、視野のどの部分の色・明るさもその領域の形態的・図形的特性に依存し、逆に、視野が別々の単位・構成部分に分節され相互関連づけられる (articulation) のは境界での色・明るさの差に依存する。従って、色と形態は、知覚の体制化に於ける2つの側面として一体のものとして扱うのが妥当である。この色と形・空間の相互依存性の概念を明確にし、知覚における体制化及び体制化の過程そのものの構造的な特性の解明をめざしたのがゲシュタルト心理学である。特に、Katz(1935)の行った色の現れの様相の研究では、表面色 (surface color) ・面色 (film color) といった色の現れ方が、その領域を他と分節する境界の輪郭線の特徴に依存することが明示されている。表面色は、形や肌理を備えた対象の表面を構成するものとして現れ、空間の中に定位される。これは、視野の2つの領域の境界輝度勾配が急である時に色の現れがもつ特性である。面色は、完全に均一な非実体的・拡散的な現れで、空間の中で定位されない。これは、視野の2つの領域の境界輝度勾配がゆるやかであるときに色の現れがもつ特性である。視野の不均等性を除去することにより、表面色は面色に変換できる。Koffka と Harrower(1931)の色と体制化の研究では、2つの領域の色の組合せにより、それらの領域が分節される割合が変化することを示している。これらの研究が示すことは、色の質は、単に知覚空間の体制化の基礎となる素材としてのみ理解すべきものではなく、空間の体制化が色の現れ方に及ぼす効果も考慮にいれなければならない、空間・形と色とは切り離された要素ではなく、知覚の体制化の全体的過程においては相互依存的である、ということである。

しかし、その後の研究は、色と形を再び要素に分解することにより、それぞれの知覚過程について、知覚現象発現機序を神経機構と関連づけて実体的に捉えることに焦点をあてて展開されてきた。実際に、色、形、奥行きといった知覚の側面を独立して取り出し操作し得るような実験室事態を創出することも可

能である。このような観点から、色の知覚・形の知覚・空間の知覚・奥行きの知覚が個別の心理学的研究分野となってきた。そこでは、これらの知覚現象とそれを生み出す物理的・生理的・心理的機構との関係が精査された。その結果、以下のような概念的枠組みが提唱されている。

- 1) 受容器以降大脳皮質高次視覚領までの視覚伝達路は、赤一緑反対色系・黄一青反対色系・明るさ系の3つの伝達路に区別できる。
- 2) 赤一緑・黄一青反対色系は、明るさ系に比べて、空間・時間解像度が劣る。
- 3) 大脳皮質高次視覚領においては、形態・奥行き・運動知覚に関係する領域は入力を主に明るさ系から受けている。

このような枠組みの中で、形・空間・奥行きの知覚は明るさ系と関連づけられ、これとは独立なものとして色の知覚を反対色系と関連づける傾向が形成された。しかし、純粋な色知覚と同様、純粋な形態知覚は、普通、我々の自然な環境知覚においては起こり得ない、一種の構成概念である。視覚の優位性は、視覚が他のどんな感覚にもまして事物間の区別を可能にし、事物の目立った特徴認知を可能にするということに帰せられる。視覚が、他の感覚より多くの特徴を迅速に捉えることを可能にするという事実と、環境の特定の、しかるべき特徴を把握することが、人間の形態知覚の機能であることを考えると、意味ある構造としての知覚世界の成立過程の全体像を理解するためには、色と形・空間の相互依存性を明かにすることが重要となる。色と形・空間の相互依存性は、実験心理学的観点からは、次の2つの問題として捉えることができる。

- 1) ある条件で、特定の領域はどのように色づくのか。
- 2) 視野の異なる部分の間の色の差は、どの様にして分節された領域をつくるのか。

これらの問題と取り組むにあたって、知覚現象を定量的に測定・記述できること、現在得られている色知覚・形態知覚に関する生理学的・心理学的知見と関連づけることができること、それにより、視覚系の階層的構造と知覚の体制化過程の構造的特性の理解が深まることを可能とするような方法を用いることが重要である。本章では、この観点から、知覚現象として図一地分化、輪郭線知覚に関係した錯視現象をとりあげ、閾値測定により定量的記述を行い、それらを、反対色過程・明るさ過程との関係で考察するという方法によって検討した。



## 2 節 図一地布置図形でみられる正の色残像効果

強い色光を暫く凝視した後、無彩色光（灰色または白色）を見ると、色づいてみえる。通常、それは、最初に見た色（順応光）の補色に色づいてみえるため、この色順応効果は、補色残効、または、負の色残効（complementary, 亦は、negative after effect）と呼ばれる。補色残効の色相は、Von Kries の法則によって予測でき、選択的順応により3種の錐体の間の相対感度が変化するためと考えられている。

しかし、図一地という図形的布置の色刺激による順応をおこなうと、その残像効果は2相性になる。灰色背景（地）に囲まれた色の小領域（図）という刺激布置に順応すると、図の領域に対応して補色の色相の負の残像がみえる。一方、色の背景（地）に囲まれた灰色の小領域（図）という刺激布置に順応すると、図に対応する領域の残像の色相は順応刺激の背景の色相と同じ色に見える。この色残像効果は、正の色残像（positive afterimage）と呼ばれる。この正・負残像は、図一地刺激布置という空間要因の導入により、残像の色づきが変化する、という知覚現象であり、1節で述べた「ある条件で、特定の領域はどのように色づくのか」という問題と深く関わる現象である。

正・負の2相性をもつ図一地布置による色残像については、同時対比と継時対比の間の複雑な相互作用という概念に基づいた様々な仮説が提唱されてきた（Purkinje, 1825; Brücke, 1851; Aubert, 1862; Ebbinghaus, 1902; Ferree and Rand, 1912, 1932, 1933; King-Smith and Wertheimer, 1963; Shively, 1973; Anstis et al., 1978; Loomis, 1978）。Anstisら（1978）は、色の背景に囲まれた灰色小領域という刺激布置によって生じる色残像効果を組織的に研究した。例えば、緑の背景に囲まれた灰色小領域の刺激布置に順応すると、それによって生じる残像はピンクがかった背景に囲まれた緑の小領域に見える。彼らは、2つの過程が独立に働き、刺激条件に応じて残像知覚色を生成するという仮説を考えている。1つは同時対比の色が補色残効を生じる過程で、もう1つは、逆に、補色色残効が同時色対比を誘導する過程である。この仮説は、同時対比を起こす側抑制（lateral inhibition）機構と継時対比・補色残効を起こす利得制御（gain control）機構が階層的構造を成し、図一地刺激布置に

応じて働くという考え方である。しかし、2相性の残像の性質及びその発現機序については、まだ確定的ではない。そこで、本節では、色残像、特に、図一地刺激布置への順応の結果生じる正の色残像について、図一地の間の色差、輝度差、及び、空間変数の効果を測定することにより、検討した。

実験に先立ち、色残像の2相性について現象的分析をした結果、以下のような性質が明かとなった。順応刺激として物理的に同一の色刺激を図として用いても、それを取り囲む背景刺激の純度（知覚的には飽和度）によって非常に異なった残像を生じることである。地となる背景の飽和度が図となる色刺激よりも高いと、正の色残像が生じる。反対に、地となる背景の飽和度が図となる色刺激よりも低いと、負の色残像が生じる。例えば、灰色背景に取り囲まれた緑の小領域の刺激布置に順応し、白または灰色刺激に眼を転じると、ピンクがかった残像が図であった領域に対応して見える（負の残像）。これに対して、同じ緑の小領域をそれよりも飽和度の高い緑の背景で取り囲んだ刺激に順応すると、その結果生じる残像の色は緑がかっている（正の残像）。同様の現象が、赤、黄、青などを用いても見られる。従って、地となる背景の純度を低いものから高いものへと変化することによって、図となる領域に対応して生じる色残像の相を負から正へ（緑順応では赤から緑、赤順応では緑から赤、黄順応では青から黄、青順応では黄から青）と変化することができる。ここで重要なことは、正の残像は、従来の研究でいわれている、“色の地”に対して、“灰色の図”ではなく“色の図”で構成される図形布置であっても、適当な刺激条件下で生じるという事実である。従って、以下で述べる実験では、正の色残像を生じるための刺激条件を明らかにした。

### 図一地布置によって生じる正の色残像の実験による検討

図3・2・1（A）（B）は、実験で用いた刺激の図形的布置を示している。刺激は、TVディスプレイに提示され、1 mの距離から単眼で観察される。3種の実験を行なった。第一に順応刺激の図・地の色（色度）の要因、第二に順応刺激の図・地の間の輝度差（luminance contrast）の要因、第三に空間変数の要因について検討した。第一と第二の実験では、図3・2・1（A）に示した布置を用い、視角6度四方の正方形の背景を地として視角1度四方の小正方



形を中央に提示した。実験で用いられた色は図3・2・1(C)にCIE色度図上に示してある。図の、赤、緑、青の軸の終点はTVディスプレイのR、G、B画素の色度値である。黄の軸の終点はRとG画素の混色である。4つの軸は、これらの終点と白色点(色度図上で $x=0.311$ 、 $y=0.317$ の点)を結ぶ直線である。実験では、順応刺激の背景(地)の色を4つの軸上で数字を添えた点のうちのどれかに固定し、小領域(図)の色をその軸に沿って変化させた(色相を変えずに飽和度を変化させた)。このような刺激に順応した後に、丁度知覚できる(just perceptible)正の残像が起こる時の背景(地)と小正方形(図)の色度上の差(色差)を閾値として測定した。被験者は、順応刺激5秒提示後引き続いて提示される白色視野(視角6度四方の正方形、色度 $x=0.311$ 、 $y=0.317$ 、輝度 $75\text{ cd/m}^2$ )の中心にみえる小領域の残像が順応刺激の色相と同じ色に色づいていたかどうかを判断した。各試行の間では、 $243\text{ cd/m}^2$ の白色光によって残効を消した。

第一の、色差に関する実験では、図3・2・1(C)に示した16の背景色(赤、緑、黄、青軸各4点)について正の色残像知覚閾を測定した。背景と中心正方形の輝度は等しく $75\text{ cd/m}^2$ である。第二の輝度コントラストに関する実験では、4つの色条件(赤、緑、黄、青軸の最も白に近い色、各軸上の1の点)について、中心小正方形の輝度を $75\text{ cd/m}^2$ に固定し、背景の輝度を $26.6\text{ cd/m}^2$ から $150\text{ cd/m}^2$ まで変化して、正の色残像知覚閾を測定した。第三の、空間変数に関する実験では、図3・2・1(B)の刺激布置を順応刺激として用いた。矩形波格子パターン(空間周波数を0.5から4.3 c/d egまで変化して、正の色残像知覚閾を測定した。格子の一方の縞は第二実験と同じ色で、被験者は、順応刺激でより飽和度の低かった縞に対応する残像が、順応刺激と同じ色相であるかどうかを判断する。格子パターンは等輝度( $75\text{ cd/m}^2$ )の縞で構成されている。正の色残像知覚閾は、ランダム・ステアーケース法(Cornsweet, 1962)の手続きに従って測定された。被験者は2名、いずれも色覚正常者である。

図3・2・2は、16の背景色相条件について、正の色残像知覚閾での、順応刺激の背景(地)と小正方形(図)の色差をCIE色度図上に、2名の被験者について示したものである。図中の、黒丸が背景刺激の色を示し、それと線

分で結ばれた白丸は、その背景刺激の色に対して丁度知覚できる正の色残像を起こす時の小正方形の色を示している。図から明らかなように、背景刺激の飽和度が高くなるにつれて正の残像知覚に要する図と地の色差が大きくなる。この傾向は、色相の違いにはよらない。この傾向をもっとはっきりと示すために、図3・2・3では、正の残像知覚閾での色差を順応刺激の背景飽和度の関数として示した(黒丸で示したデータ。白丸については後述する)。縦軸は、順応刺激の背景と小正方形の色度差で、次式で求めた。

$$\sqrt{(x_0 - x_s)^2 + (y_0 - y_s)^2}$$

ここで $x_0$ 、 $y_0$ は小正方形の色度座標値で、 $x_s$ 、 $y_s$ は背景の色度座標値である。横軸は、背景刺激の飽和度で、これは色度図上で白色点からの距離として定義され、次式で表される。

$$\sqrt{(x_s - 0.311)^2 + (y_s - 0.317)^2}$$

図から、正の色残像知覚閾での色差は背景の飽和度の増加関数であることが明かである。CIE表色系では、一定主波長の線(白色点とスペクトル軌跡上の点を結ぶ線、図中の4軸が対応)は、必ずしも厳密に一定色相とはならない(Wilson and Brocklebank, 1955; Burns et al., 1984)ので、軸上で色を変化すると飽和度の変化と共に僅かに色相も変化する。従って、図3・2・2の結果を説明する一つの要因として色度弁別が考えられる。つまり、背景と小正方形の間の色度差(飽和度と色相を含めた色の違い)が色度弁別閾を越えることによって2つの領域が分節され、この結果正の残像を生じる可能性である。この可能性を検討するために、図3・2・2の結果とMacAdam (1942)による色度弁別閾を比較すると、次の2点で相違がある。まず第一に、本実験で測定された正の色残像知覚閾色度差は色度図上で白色点から遠ざかるほど単調に増加し、この傾向は色相によらない。これに対して、MacAdam (1942)の色度弁別閾の結果はそのような体系的傾向は示さず、色相によって、白色点から遠ざかるほど増加するものと減少するものがある。第二に、赤と青の軸に沿って白色点から



遠ざかるほど閾値色度差が増加するという特性は、色度弁別閾の結果とは全く異なる。以上のことから、色度弁別ができるかどうかは正の色残像を説明する要因とはならない。図3・2・3に示した結果は、正の色残像の知覚が順応刺激の図一地構成要素の飽和度に依存することを明らかにしているが、負の残像で知覚される色も飽和度と関係づけられることが、Wilson と Brocklebank (1955) によって示されている。彼らは、負の残像で知覚される色を円盤測色計で測定し、順応色-残像色の補色対は加法混色補色対（加法混色すると白となる色の対）と同一ではないこと、及び、両者の違いは白色光の加算即ち飽和度の違いによって説明できることを明らかにしている。

図3・2・4は、図と地の間の輝度コントラストが正の色残像に及ぼす効果を示したものである。2名の被験者について、正の残像知覚閾での背景と小正方形の色度差（縦軸）を背景の輝度（横軸）の関数として示したもので、小正方形の輝度は一定である。4つの曲線は4色相条件の結果を表している。背景の輝度を上げると、正の色残像知覚に要する色度差は $100\text{ cd/m}^2$ までは4色相条件すべてで単調に減少する。背景輝度 $200\text{ cd/m}^2$ では、赤と青条件では閾値は更に減少し、黄と緑条件では閾値の減少は見られない。Anstisら(1978)は、色相打ち消し法によって、一定の輝度の色背景に囲まれた灰色の順応刺激によって生じる残像の強さを灰色小刺激の輝度の関数として測定し、灰色の領域に対応して生じる残像の色相・飽和度と灰色刺激輝度との間に線形（直線的）な関係があることを見いだした。彼らの結果は、図3・2・4の黄、緑条件での曲線的関数とは異なる。この違いを生じる一つの要因は、時間的要因と思われる。Anstisらは、2秒順応→8秒白色テスト野提示（残像の色相打ち消し）を一つのサイクルとしてこれを繰り返す手続きで測定を行っている。従って、順応の効果は累積され残像は強く、残像色の飽和度は高くなる。これに対し、本実験では、順応→テスト野提示の各試行ごとに高輝度の白色光によって残像を消しており、残像の有無は明確で残像の色の飽和度も高いが、残像の強さ自体はそれほど強くない。両方の実験で観察される正の残像が同一の知覚機構によるものであっても、このような時間条件の違いによりその知覚機構の順応状態が変動する。これにより結果が異なった可能性がある。もう一つの要因は、反応基準である。順応刺激に輝度コントラストが導入されると、引続

き提示されるテスト野には色の残像だけでなく輝度コントラストの残像が起こる。被験者は、輝度の変化を無視して、残像の色相が順応刺激と同じかどうかを判断するように教示されたが、輝度コントラストが増大すると輝度の残像が強くなり色残像をおおい隠す。被験者の観察によれば、この効果は緑と黄条件で特に著しい。輝度コントラストの効果に関しては、同時色対比現象でもマッチング法と色相打ち消し法の測定方法の違いにより異なる関数曲線が得られている (Takahashi and Ejima, 1983 b)。

図3・2・5は、格子パターンを順応刺激として空間変数が正の色残像に及ぼす効果を示したものである。2名の被験者について、正の残像知覚閾での格子パターンを構成する縞の色度差（縦軸）を空間周波数（横軸）の関数として示している。4つの曲線は4色相条件の結果である。空間周波数の効果は、色相条件の違いによって異なる。赤と緑の刺激条件では、色度差閾値は高空間周波数でも低空間周波数でも増加し、 $1\text{ c/deg}$ あたりで最小となる。このような特性は、いわゆる帯域通過型（band-pass）と呼ばれる特性である。これとは対照的に、黄と青の条件では、色差閾値は空間周波数の増加に伴って増加する。測定に用いられた空間周波数の範囲では明確な最小値は定義できない。このような特性は、低域通過型（low-pass）と呼ばれる。空間特性が赤・緑と黄・青で区別されるということは、正の色残像の生成に赤-緑、黄-青反対色過程が関与していることを示唆する。実際、赤・緑群では帯域通過型（空間解像度がよい）、黄・青群では低域通過型（空間解像度が悪い）の空間周波数特性を示すことは、Takahashi と Ejima (1984) が見いだした赤-緑反対色過程と黄-青反対色過程の間の空間特性の違いと一致する（第1章4節及び第2章2節参照）。また、この正の残像の空間特性は、van der Horst と Bouman (1969) 及び van der Horst (1969) によって報告された等輝度色度変調格子パターンに対するコントラスト検出閾の結果とも一致する。

正の残像を説明する仮説として現在妥当と考えられているものに、Anstisら(1978)による、継時対比に先立つ同時対比と継時対比に後続する同時対比という2つの知覚過程の仮説がある。前者の継時対比に先立つ同時対比の過程では、順応している間に同時対比過程によって灰色小領域に背景色の対比色（補色）が誘導される。そして、順応後にはこの誘導色の補色残像が正の残像として灰



色刺激に対応する領域に生じる。また、後者の継時対比に後続する同時対比過程では、順応している間に背景色自体の残効が確定する（継時対比）が、無彩色である灰色刺激に対応する領域では色残効は生じない。順応後にはこの補色残像の色が同時色対比を生じ、灰色刺激に対応する領域に補色残効である正の残効を誘導する。

以下ではこの仮説の妥当性を検証する。図3・2・1の(A)の刺激布置で、色の正方形が同色相のもっと飽和度の高い色で囲まれると、同時対比による誘導色（補色）のためにその正方形は一般に飽和度が更に低下して（白っぽく）みえる。もし、本実験状況で、順応刺激の小正方形の色が背景色からの同時色対比によって色味が消えたとすれば、本実験の結果は色の背景に囲まれた灰色による順応の効果と同等となるので、上で述べた2つの過程によって全て説明可能となる。しかし、被験者の観察によれば、順応刺激で起こる同時色対比効果は小正方形の色味を消すほど強くなく、小正方形は背景色と同色相に見えていた。順応刺激布置で生じている同時色対比効果の大きさを定量的に評価するために、図3・2・1の(A)の刺激布置で小正方形の色味を同時対比によって消すのに必要な背景色の色度を実験によって測定した。例えば、赤の小正方形の赤味が、より飽和度の高い背景の赤によって誘導される緑味（同時色対比効果）によって打ち消される時の、背景と小正方形の色度の差を測定した。図3・2・3に白丸で示したのがその結果である。図から明らかなように、正の色残像知覚に要する色度差閾値は、同時対比によって小正方形の色味が打ち消される時の色度差閾値よりもかなり小さい。従って、正の色残像知覚を生じる順応刺激の図と地の間の色度差は、小正方形の飽和度をかなり低下させるがそれによって色味が打ち消されることはない。正の色残像を生じるために必要なことは、背景が同時対比によって図の領域を無彩色化させることではないことは明かである。このことは、正の色残像が直接には同時色対比効果とは関係づけられないことを意味する。

強い色刺激を暫く提示しそれを消すと視覚系のなかでは必ず順応の過程が起こる。この順応過程の全体像は、増分閾値の測定によって明かにされてきた。明順応過程と暗順応過程の増分閾値の測定による分析は、網膜では順応は側抑制と回帰性の自己抑制によるフィードバックの階層的構造によって起こり、こ

れによって照明レベルが変動してもコントラスト感度を保つように調整している(Shapley and Enroth-Cugell, 1984)。また、順応現象と残像現象の関係についてもいくつかの研究がある(Barlow and Sparrock, 1964; Geisler, 1978)。Barlow と Sparrock (1964)は、正の色残像を引き起こすという点で等価な輝度は、順応効果についての等価輝度であるクロフォードの等価背景光と同じであることから、残像と順応は共通の機構から生じる現象であると結論している。Loomis (1978)は、明滅する色刺激による残効と定常色刺激による色残効を比較した結果、補色残効は主に神経的順応の結果であると結論づけている。従って、正の色残像を考えるには、色順応過程を考察する必要がある。

色順応過程については、順応は2段階で生じることが明らかにされている(Pugh and Mollon, 1979, Wandell and Pugh, 1980 a, b; Pugh and Larimer, 1980)。第一段階は、受容器レベルでの順応である。順応刺激は3種の錐体のそれぞれの利得(gain)に影響し、各錐体内の感度の変化を引き起こす。この効果は、形式的にはvon Kries 係数として表現され、反対色過程への錐体信号の寄与の重みの変化として現れる。第二段階は、反対色過程での順応である。反対色系はその系にとって均衡色でない刺激によってある方向へ分極される。例えば、赤-緑反対色系が長波長光で刺激されるとそれは赤方向へ分極し、中波長光で刺激されると反対の緑方向へ分極される。この反対色過程での順応は、Augenstein と Pugh (1977)や Larimer (1981)が仮定した復元力(restoring force)のような働きをする。反対色系が分極し均衡から変位すると、それを均衡に戻そうとする復元力が働く。復元力は、順応刺激の色相の直接的な効果を反対色過程に及ぼし、順応後には復元力の方向への分極が、色の残像として知覚される色相を反対色とする。このような2段階モデルは、色順応による反対色均衡点の変化や増分閾分光感度曲線の変化をうまく説明する。本実験の結果をこの2段階順応仮説によって考える時に、以下の2点が重要である。

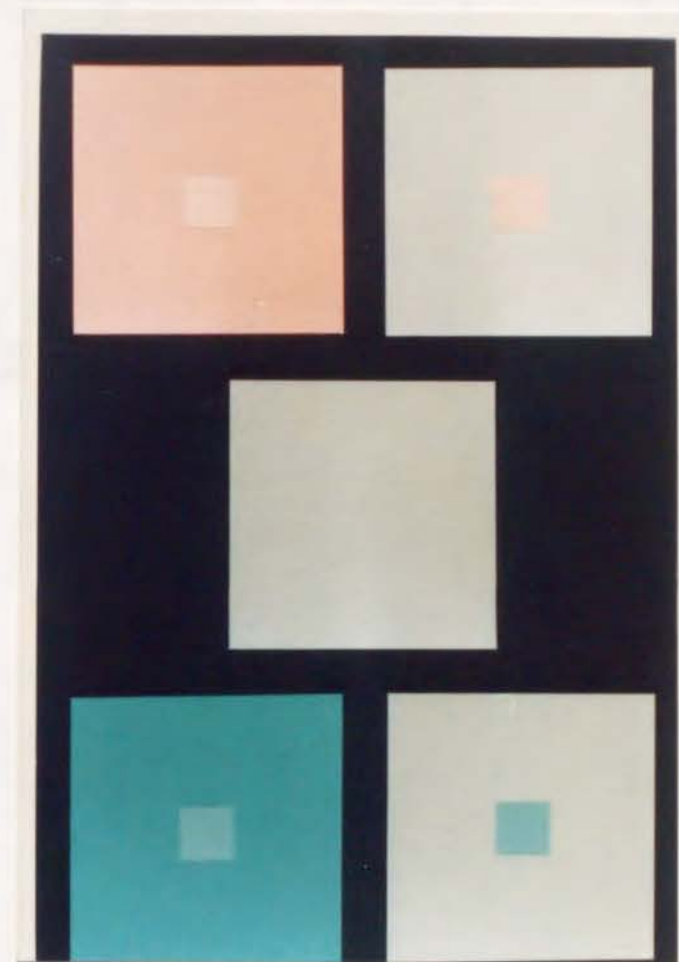
- 1) 小正方形の色刺激が同一であっても周辺の色飽和度によって全く正反対の残像が生じる。このことは、受容器段階の順応状態が同じでも残像色の知覚は周辺領域の刺激によって変化することを意味し、正の残像は神経的相互作用によることを示唆する。
- 2) 正の色残像の空間特性は反対色過程の空間特性を反映している。このこと



から、正の色残像は、中心の領域での反対色系と周辺の領域での反対色系の間の活動の差によると考えられる。

まず、図一地刺激布置で生じる負の残像の場合を考えてみる。緑の小正方形が灰色の刺激に取り囲まれている場合、周辺の灰色は赤-緑反対色系に対して均衡色であるが小正方形の緑は赤-緑反対色系に順応による復元力を引き起こす。これはこの領域の緑反応を減少させる赤方向への力である。順応刺激が消されると、この復元力は反対色系を赤方向へ分極させるくらいに作動し、その結果、負の残像が生じる。次に、正の残像の場合を考えてみる。緑の小正方形がより飽和度の高い緑の刺激に取り囲まれている場合、どちらも赤-緑反対色系に対して均衡色ではないので赤-緑反対色系に復元力を引き起こす。しかし、小正方形の領域の緑は飽和度が低いので復元力は周辺での復元力よりも小さい。中心と周辺の飽和度の差があるレベルを越えると、そして2つの領域の復元力の差があるレベルを越えると、中心領域の赤方向への復元力は周辺領域の赤方向への復元力に対して実質的に負（反対の緑方向）に働く。順応刺激が消されると、相対的に負であった中心領域の復元力は反対色系を緑方向へ分極させ、その結果、正の残像が生じる。従って、色残像の知覚が図と地の色の配置によって負から正へと変化するのは、図と地の分節を生じる2つの色刺激の間で、反対色系の復元力の差分効果を検出する機構の存在を示唆する。このような機構は、反対色過程から入力を受け、視野空間の中に分散している色の差と同調する一組の機構であると考えられる。このように、色環のいくつかの方向に対して同調するような高次の色機構の存在は、Krauskopf ら(1982, 1986)も、時間的に正弦波色度変調する刺激に対する順応の効果の研究を基に仮定している。

ここで仮定された、空間的に隣接して起こる反対色過程の活動の比較という概念は、生理学的に大脳皮質高次視覚領で見いだされる二重対立型反対色細胞(double opponent cells)に対応づけることができる(Hubel and Wiesel, 1960; Michael, 1978; Livingstone and Hubel, 1984; Gouras, 1985 a, b; Zrenner, 1985)。これらの神経細胞の機能は、知覚的には色相・飽和度による境界を形成する色コントラストの検出であると考えられている。視野のある領域がどの様に色づくのかは、基本的にはこの二重対立型反対色過程によって規定されるものと考えられる。



図一 地刺激布置によって生じる正の色残像と負の色残像



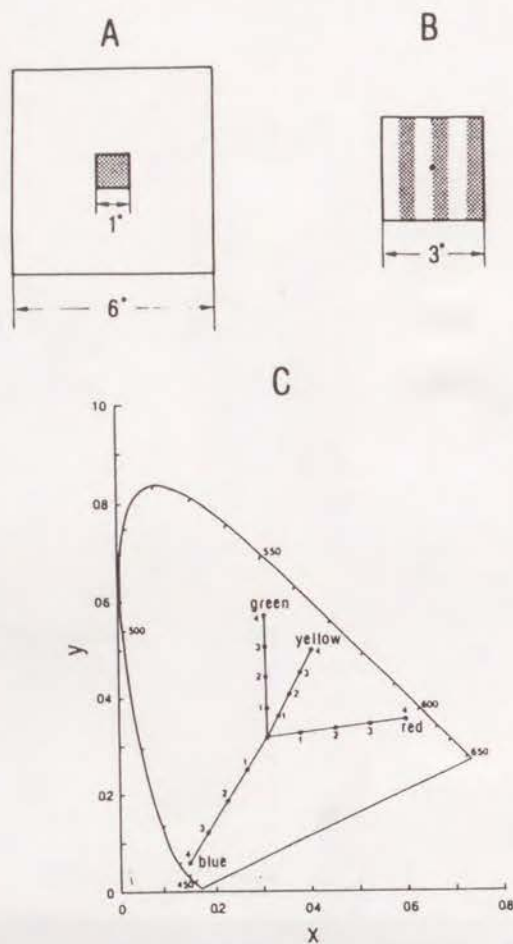


図 3・2・1 (A) 図一地布置の順応刺激  
(B) 矩形波格子による順応刺激  
(C) 順応色刺激の C I E 色度図上の色度点

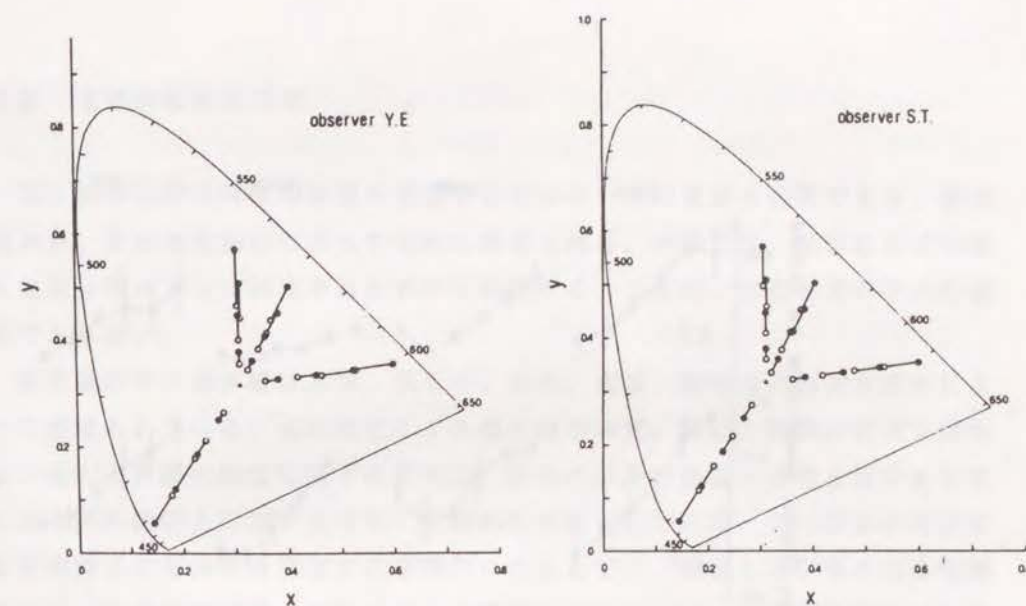


図 3・2・2 正の色残像知覚閾での図 (○) と地 (●) の色度

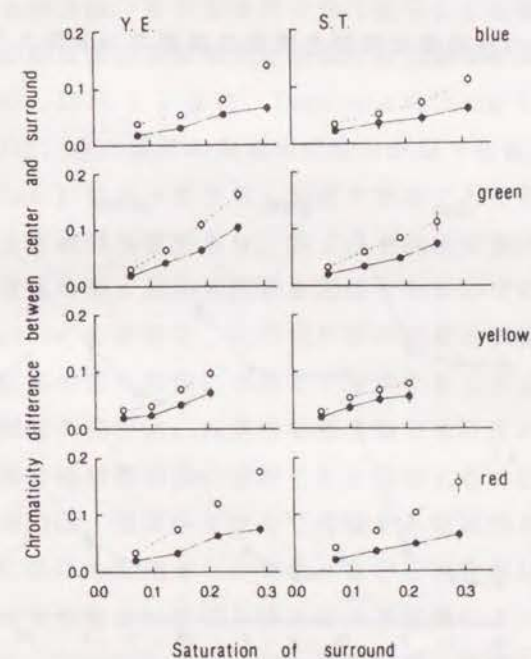


図 3・2・3 正の色残像知覚閾色度差の背景飽和度依存性 (●)  
○は同時色対比効果



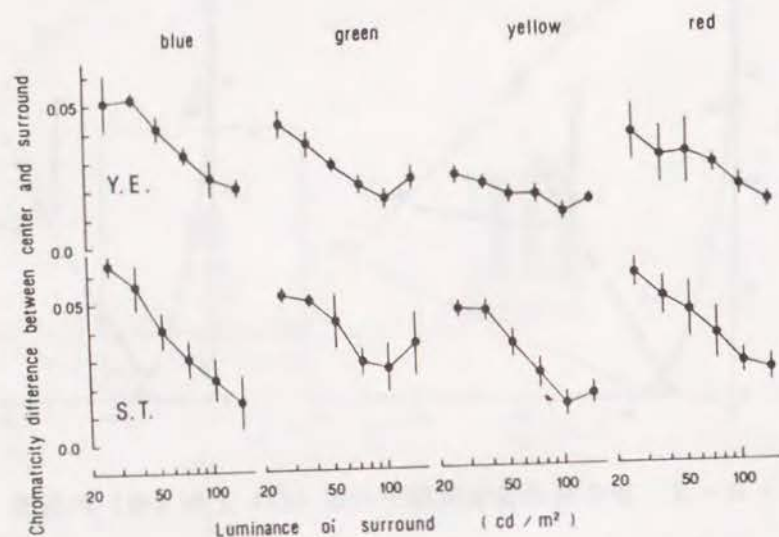


図 3・2・4 正の色残像知覚閾色度差の輝度コントラストによる変化。

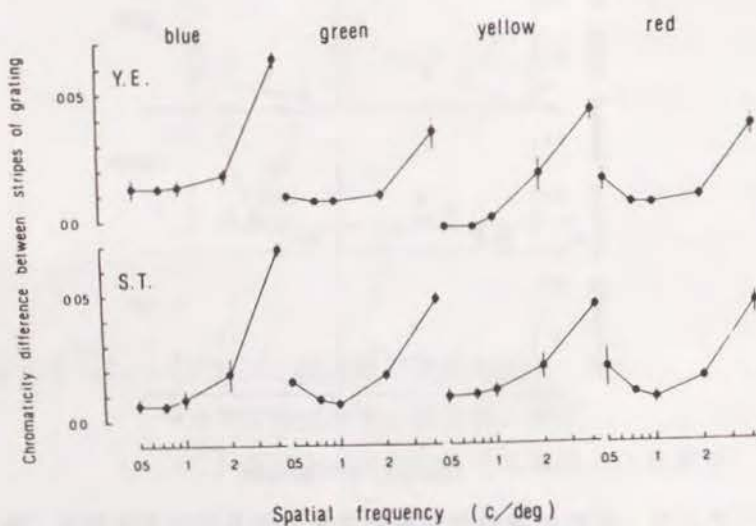


図 3・2・5 格子刺激による正の色残像知覚閾色度差の空間周波数依存性

### 3 節 主観的輪郭線知覚

図と地の分節は対象の知覚が成立するための一つの重要な過程である。図は境界線、または輪郭線によって地から区切られる。本節では、輪郭線がどのような知覚過程によって抽出されるのかを検討する。これは、形態知覚の中心的課題でもある。

視覚像の中で境界線は通常、明るさ、色相、或は、飽和度の急激な変化によって形成されている。色の変化による境界線の知覚、特に、輝度の変化を伴わない色の境界線の知覚に関する研究は、測色の分野（視覚的效果を媒介として色光の間の関係を記述する分野）で行われてきた。これは、2つの光が及ぼす視覚的效果の等価性を測定する基準の一つとして、「隣接して併置される等輝度の2つの光が構成する境界が最も不明瞭に見える」という基準を採用する測定方法で、MDB (minimum distinctive border) と呼ばれる。この測定法によって得られた結果は、等輝度条件で色の変化による境界線の知覚が隣接される2つの色光の飽和度の差の知覚と類似の特性を示すことを明らかにしている (Kaiser et al., 1971)。また、TansleyとValberg (1979)、及び TansleyとBoynton (1978)は、色の境界の知覚的明瞭さが第3色盲純度関数 (tritanopic purity function) によってうまく記述できることを示した。第3色盲とはS錐体の欠損による色覚異常であり、第3色盲純度関数は、L錐体とM錐体のみをもつ第3色盲者の示す飽和度関数を記述したものである。TansleyとValberg、TansleyとBoyntonの結果は、色の境界線の知覚的明瞭さがL錐体・M錐体の隣接領域間の反応の差の関数に比例して増加することを示している。このような色の境界線知覚の特性は、知覚的な境界線の明瞭度が境界線を挟む領域でのL錐体とM錐体の相対的活動に依存すると仮定することによって説明できる。Boyntonら (1985)は、境界線を挟んで隣接する領域でのS錐体の反応の違いは境界線の知覚にはほんの僅かしか寄与しないことを示している。空間的な輝度の不連続によって知覚される境界線と色の不連続によって知覚される境界線の違いについては、TansleyとBoynton (1978)が、両者の見えは似通っているが、輝度による境界線ではコントラストが低い（輝度差が小さい）時に境界線の可視性を促進するように働くMach型の側抑制が、色の境界線の知覚では見ら



れないことを指摘している。現在、色の境界線の可視性は反対色系の特徴を反映していること、及び、境界線抽出過程での反対色系の機能は明るさ系の機能とは異なることが認められている (Ingling and Drum, 1973, Boynton et al, 1985)。しかし、全体的な知覚の体制化過程の視点から、輪郭線知覚において反対色系がどの様に寄与するかということはまだ未解決の問題である。

境界線あるいは輪郭線は、普通は、輝度や色相、飽和度などの空間的不連続という物理的な刺激布置で知覚されるが、特定の幾何学的刺激布置条件では、物理的に刺激の不連続がなくても輪郭線が知覚される場合がある。視野の均一な領域に境界・輪郭が見られる知覚現象は、主観的輪郭線 (illusory contour, subjective contour) と呼ばれる (Kanizsa, 1979)。主観的輪郭線の知覚現象は、形の知覚における幾何学的構造と知覚的秩序の関係を理解するのに最も適した現象である。従来、主観的輪郭線の知覚現象については白黒パターンによる研究が多いが、Gregory (1977)は、色刺激で構成した刺激布置で見られる主観的輪郭線は等輝度条件にしても見え続けることを見いだした。しかし、主観的輪郭線の知覚が刺激の色変数によってどの様に影響されるかということとはほとんど判っていない。このことを検討するために、以下の実験では、等輝度条件で (輝度の要因を除いて)、刺激パターンの色、及び空間変数を変化して、主観的輪郭線知覚に及ぼすこれらの変数の効果を検討した。また、MDB法で得られている実際に色差があるときに生じる境界線の知覚の特徴と比較検討することによって、反対色系の寄与について検討した。

#### 等輝度色刺激による主観的輪郭線知覚の実験による検討

図3・3・1は、実験で用いられた刺激布置を示したものである。刺激はTVディスプレイ上に提示され、被験者は1m先から単眼視で観察する。刺激は、境を接する2つの格子で構成されており、誘導線刺激 (横線) と垂直な方向に主観的輪郭線が見える。主観的輪郭線が見えると共に、均一な白い背景は2つの平面に分割されて見える。刺激の2つの格子は色の線で構成され、それらは白い背景に埋め込まれている (輝度の変化はない)。刺激の大きさは視角  $4.35 \times 4.35$  度である。白色背景の色度は  $x=0.310$ ,  $y=0.317$  である。輝度は均一で  $70 \text{ cd/m}^2$  である。実験では、色の線を白色からあ

る色相へ次第に飽和度をあげていくことによって、丁度主観的輪郭線が知覚できる時の色の線の色度を閾値として測定した。各試行で、刺激は2秒間提示され、被験者は主観的輪郭線が見えるかどうかを判断した。試行間には  $243 \text{ cd/m}^2$  の均一な白色野を提示することによって順応の残効を除いた。第一の実験では、色の線の色相 (主波長) の効果を検討した。色相条件は9条件で、主波長は、450 (青)、480 (青緑)、500 (緑)、520 (黄緑)、550 (黄緑)、570 (黄)、580 (橙)、600 (橙)、650 (赤) nmである。色の線の色度は、色度図上の白色 ( $x=0.310$ ,  $y=0.317$ ) を参照点としてスペクトル軌跡上の各波長点へ至る直線上を変化させた (図3・3・2及び3の点線で示した直線)。線の幅は、視角1.74分、3.48分、6.95分の3条件である。以上27条件について、主観的輪郭線が丁度知覚される色度閾を測定した。第二の実験では、格子パターンの線の間隔の効果を検討した。4色相条件、450、500、570、650 nm主波長の各々について、線の幅を視角3.48分で固定し、線の間隔を視角1.74分から60分まで変化させて、主観的輪郭線が丁度知覚される色度閾を測定した。被験者は2名、いずれも色覚正常である。閾値測定手続きは、ランダム・ステアークース法 (Cornsweet, 1962) によった。

図3・3・2及び3は、それぞれ2名の被験者について、刺激の線の色の効果を測定した結果である。9つの色相 (主波長) 条件について主観的輪郭線知覚の色度閾値をCIE色度図に示している。黒三角は線の幅1.74分、白丸は3.48分、黒丸は6.95分の結果である。2名の被験者の結果は同様の傾向を示している。主観的輪郭線が丁度知覚できる時の色度差 (色の線の色度と白色色度の差) は、主波長570 nmで最大となり、主波長が570 nmより減少しても増加しても閾値色度差は減少する。しかし、主波長が500 nmより短波長になると閾値は再び増加する。このような色の効果は、刺激の線の幅に拘らず同様である、只、閾値色度差の大きさ自体は線の幅が小さくなると増加する。色度図上の閾値の軌跡の形は、PriestとBrickwedde (1938) による飽和度弁別で見られる軌跡の形と類似している。この類似性をもっと明瞭に示すために、図3・3・2及び3の結果を、純度の尺度に変換して示したのが図3・3・4である。閾値での色の線の純度 (colorimetric purity)  $p_c$  は、次



式で定義される (Wyszecki and Stiles, 1982)。

$$p_c = (y_b / y) \{ (y - y_w) / (y_b - y_w) \}$$

または、

$$p_c = (y_b / y) \{ (x - x_w) / (x_b - x_w) \}$$

ここで、色度  $x$ ,  $y$  は主観的輪郭線を丁度知覚できる閾値での色の線の色度で、 $x_w$ ,  $y_w$  は白色背景の色度 ( $x_w = 0.310$ ,  $y_w = 0.317$ )、 $x_b$ ,  $y_b$  は色の線の主波長 (スペクトル軌跡上の点) の色度である。2名の被験者の結果は縦軸方向に移動してある。破線で示したのは Wright (1946) によって測定された白 (4800 K) から丁度可知色差 (just-noticeable step from white) で、白からスペクトル光の方向へ色度を変化させた時に最初に弁別できる色差 (飽和度差) である。実験で主観的輪郭線知覚閾として測定された純度差 (縦軸) の曲線は Wright の測定した飽和度弁別曲線と形が非常に類似している。Kaiser ら (1971) は、ある単色光と白色光で構成される境界線が最も見えにくいという境界線の知覚閾値も飽和度弁別曲線と類似の形となることを報告している。

上の結果は等輝度条件で測定されたものであり、色の線と背景白色は測光学的 (標準観察者の眼で同じ明るさに見える単色光の強度の関係を規定している) に輝度を等しくした。従って、比視感度の個人差により、色の線は白色光より明るく見えたり暗く見えたりしている可能性がある。この明るさの効果が上の結果に含まれる可能性があるので、4つの色相条件 (450、500、570、650 nm 主波長) について、色の線と白色背景の輝度差の効果を調べた。線の幅は、450と500、650 nm では視角 1.74 分、570 nm では視角 3.48 分である。各条件で、色の線の色度を主観的輪郭線知覚閾より少し下 (被験者毎に閾値色度より 1.5 SE だけ白色点に近づける) に設定して固定し、色の線と白色背景の輝度比を 0.79 から 1.09 まで変化して、主観的輪郭線が見える確率を恒常法で測定した。結果を示したのが図 3・3・5 で

ある。線の色度を閾値以下にしているので輝度比 1.0 (等輝度) では主観的輪郭線が見える確率は 0.4 となっている (図中の矢印)。輝度コントラストを導入すると (輝度比 1.0 以外)、主観的輪郭線の見える確率が急上昇する。これは、明るさ系の活動による輪郭線知覚と考えられる。ここで注意すべき特徴は、主波長による結果の相違である。500 nm (緑) と 650 nm (赤) の結果は類似しており、曲線の形は等輝度条件近傍で最小値に急峻に低下する U 型形状を示す。これらの条件では明るさ系によって媒介される主観的輪郭線の知覚過程は等輝度条件ではほぼ完全に抑制されており、図 3・3・2 及び 3 の結果は色系による輪郭線知覚を反映していると考えられる。これに対し、450 nm (青) と 570 nm (黄) 条件では、第一に、曲線の形ははっきりした最小値を持つ U 型とはならない。特に、主観的輪郭線の見える確率が 0.75 以下 (明るさ系の寄与が抑制されている) となる輝度比の領域がかなり広い。従って、これらの色相条件では、他の条件に比べて輪郭線知覚は輝度コントラストの影響を受けにくい。第二に、黄、青条件では、輝度コントラストによって主観的輪郭線が知覚される領域が等輝度よりも輝度比が小さい方へ移行している。従って、等輝度条件では明るさ系の寄与は完全には抑制されていない。これを考慮すると、さきに示した色度閾値は実際の閾値を過小評価している可能性があり、完全に明るさ系の寄与を除く輝度条件ではさらに色度閾が上昇すると考えられる。以上述べたように、主観的輪郭線の知覚は刺激の線の色によって非常に大きな影響をうける。これとは対照的に、刺激の格子の線の間隔はほとんど主観的輪郭線知覚に影響を及ぼさない。図 3・3・6 は、主観的輪郭線が丁度知覚できるときの色の線と白色背景の色度差 (色度上の距離) を、線の間隔の関数として示したものである。閾値色度差は線の間隔に拘らずほぼ一定であり、これは 4つの色相条件で同様である。

等輝度条件で白色刺激を背景とした色刺激を用いた主観的輪郭線知覚の特徴は次のように要約することができる。

- 1) 主観的輪郭線の知覚は刺激布置の要素間の色差に依存し、閾値関数は飽和度関数と同じ形状となる。
- 2) 2つの空間変数、線の幅と線の間隔、の主観的輪郭線知覚に及ぼす効果は非常に異なる。線の幅は閾値を変動させるが、線の間隔は閾値に影響しな



い。

第一にあげた色に対する依存性について考察するにあたって、Krauskopfら(1982)の研究は示唆的である。彼らは、色空間(色度図)上で時間的に変調する刺激野に順応した後の色弁別の変化を測定した。そして、この順応効果は色空間の3つの軸に対して非常に選択的に生じることを見いだした。この3つの軸は明るさ軸と2つの色軸で、色軸のうち一つは固有色赤と固有色緑(いずれも黄-青零位点)を結ぶ直線に対応し、もう一つは第3色盲混同直線(第3色盲者が区別できない色の色度上の軌跡)であった。彼らは、これらの軸は、明るさ系、赤-緑反対色系、黄-青反対色系から信号を受け構成される高次の色機構を反映していると考えている。本実験で得られた主観的輪郭線の知覚閾の結果を、Krauskopfらの提唱している3つの軸の枠組みで捉えるために、図3・3・2及び3に2つの色軸を示した。輝度コントラストについての実験から等輝度では明るさ系の寄与はほとんど無視できることが示されているので、明るさ軸は考慮しなくてもよい。図でUGとRGを結ぶ直線が固有色赤と固有色緑を結ぶ黄-青零位軸であり、Tで表示した直線が第3色盲混同直線である。T軸に関しては主観的輪郭線知覚閾は大きく、UG-RG軸に関しては小さくなり、これら2つの色軸は主観的輪郭線知覚と関連づけることができることが明かである。

以上の結果により、色刺激に対する主観的輪郭線知覚には反対色系から信号を受ける高次色機構が関与することが示唆された訳である。また、色の主観的輪郭線知覚の閾値関数が色の境界線知覚と同じく飽和度関数と類似していることは、少なくとも、反対色機構の関与に関しては両者が共通の特徴をもっていることを示している。反対色過程の空間特性は以下の特徴を持つ。まず、赤-緑反対色過程は中心-周辺拮抗型の受容野をもち、中心と周辺は異なる錐体から信号を受ける(第2章2節、Stromeyer, 1983; Finkelstein and Food, 1982; Ingling and Martinez-Uriegas, 1983; Ejima and Takahashi, 1986)。黄-青反対色過程の受容野は中心-周辺拮抗型ではなく、このため、黄-青反対色系は空間解像度が極めて悪い(第2章2節、Takahashi and Ejima, 1987)。また、InglingとDrum(1973)は、赤-緑反対色系が境界刺激に対してどの様に反応するのかを、その受容野特性を基に検討した。彼らの分析によれば、赤-緑反対

色系の色の境界線に対する反応は赤-緑零位から測定される波長差に依存することが示された。即ち、赤-緑反対色系の反応は飽和度が高くなるほど大きくなる。このことから、赤-緑反対色過程による境界線の抽出は像の境界を挟む刺激の飽和度差に依存することが予測される。これに対し、中心-周辺拮抗型でない黄-青反対色系は境界線に対して感度が悪い。従って、黄-青反対色過程によって境界線を抽出するためには境界を挟む色刺激の色差は大きくなければならない。以上の考察は、本実験で明らかにされた主観的輪郭線知覚の色依存性とよく対応する。しかし、反対色過程による説明は、空間変数の効果は説明しない。空間変数、及び、幾何学的布置の要因と色の要因の関係については、以下で更に検討する。Von der Heydtら(1984)は、電気生理学的研究によって、サルの大脳皮質V2(第2視覚領)の視覚神経細胞の中に、境界線及び、我々が主観的輪郭線を知覚する刺激布置に応答するものを発見した。彼らは、図3・3・1と同様の境を接する2つの格子で構成されたパターンを用いて、視覚神経細胞の反応特性を測定し、その反応が線の間隔(視角12分から48分)の変化によって影響されないことを見いだした。この結果は、図3・3・6に示したヒトの主観的輪郭線知覚が線の間隔によって影響されないことと一致する。Von der Heydtら(1984)の結果は、主観的輪郭線知覚が大脳皮質視覚神経細胞の活動の統合過程を基礎とすることを意味する。

このような枠組みで主観的輪郭線知覚過程を考える時、次の2点が問題点となる。まず第一に、主観的輪郭線を誘導する刺激の幾何学的要因はどの様に主観的輪郭線の形成に影響するのかという問題である。従来の主観的輪郭線知覚に関する研究は、主観的輪郭線形成の誘因となる刺激条件の解明に焦点が当てられてきた。様々な手がかりが誘因特徴(triggering feature)として取り上げられており、それらは、奥行き手がかり(Coren, 1972; Coren and Theodor, 1977)、線の終端の局所的手がかり(von der Haydt and Peterhans, 1989)、隙間によって隔てられた同一線上、共線的な線分やエッジ(Grossberg and Mingolla, 1985 a,b; Finkel and Edelman, 1989)、そして、輝度コントラスト(Frisby and Clatworthy, 1975; Day and Jory, 1980; Day, 1987; Shapley and Gordon, 1987; de Weert and van Kruysbergen, 1987)などである。生理学的研究を考慮すれば、主観的輪郭線知覚は以前に言われていたような認知過



程というよりはむしろより低次レベルの知覚過程の問題であると考えられる (von der Heydt and Peterhans, 1989; Dresch and Bonnet, 1991)。しかし、主観的輪郭線の現象的側面を記述するためにこのように多様で複合的な物理的パラメータが必要であることは、輪郭線を知覚するという意味では一つの知覚現象であるが、それを生成する知覚過程は本質的に多面的であることを意味する。知覚の手がかりと知覚される主観的輪郭線の間の多岐的つながりを明かにすることが必要となる。

第二の問題は、主観的輪郭線知覚に明るさ及び色の情報がどの様に寄与するかという問題である。現在広く受け入れられている主観的輪郭線知覚についての考えは、主観的輪郭線の形成は明るさ系によって媒介されているというものである (Livingstone and Hubel, 1987; Ramachandran, 1987)。この考えの根拠となっているのは、主観的輪郭線知覚と両眼奥行き知覚の間に高い相関が見られること (Coren, 1972; Ramachandran, 1987)、及び、両眼奥行き視条件で提示される古典的錯視現象の多くが等輝度パターンでは消失することである (Lu and Fender, 1972; Livingstone and Hubel, 1987)。しかし、Gregory (1977)は、主観的輪郭線は、輝度コントラストがなくても色のコントラストがあれば消失することはなく、明瞭さが減少するだけであることを見いだしている。また、図3・3・2及び3で示した結果も、等輝度条件で白色背景に埋め込まれた色の線刺激パターンによって主観的輪郭線が知覚されることを示している。この等輝度色刺激による主観的輪郭線知覚には反対色過程が寄与していることは先に述べた。DeYoe と van Essen (1988)が指摘しているように、色の手がかりが関与していても、もしそれが輪郭線の知覚自体には間接的に寄与するとすれば、その特性は見かけ上顕在化しないことも有り得る。色に選択的に反応する機構と明るさに選択的に反応する機構が同時に働いていると仮定すると、問題は、その機構の空間次元・色次元の複合感度はどの様になるのか、また、特定の刺激条件でこれらの機構はどの様に相互作用するのか、ということである。

以上2つの問題を検討するために、以下の実験では増分色刺激パターン(輝度と色の両方を変化)を用いて主観的輪郭線の知覚閾を測定した。白色背景上に増分として提示される色の布置に対して、主観的輪郭線知覚に要する増分輝度閾を誘導刺激の波長として測定した。このような測定方法によって主観的輪

郭線知覚の分光感度曲線を求めることができ、順応レベルや図形的要因の効果を感じ度曲線の変化として明らかにすることができる。更に、誘導パターンに対する検出閾を測定し、これを主観的輪郭線知覚の感度曲線と比較することによって、明るさ系と反対色系が主観的輪郭線の形成に果たす役割を評価できる。

#### 主観的輪郭線知覚における知覚の手がかりの多岐的關係の実験による検討

主観的輪郭線を誘導する刺激の幾何学的布置は、大きく2種に分けられる。一つめの布置は、線分で構成される布置で(線に基づく主観的輪郭線)、図3・3・7に示したものである。境を接する格子は線分が食い違うところで明瞭な縦のエッジが見え、同時に、2つの平面が隣接しているという知覚的印象を創り出す。二つめの布置は、扇形を要素とする布置で(図形に基づく主観的輪郭線)、図3・3・8に示すカニツアの三角形がその代表的なものである。3つの扇形は明かな主観的三角形の知覚を誘導し、3つの円のうえに白い三角形があるという知覚的印象を創り出す。これら2種の刺激布置を用いることによって、幾何学的要因を分析した。これらの誘導刺激パターンは単色光で造られ、均一の円形白色背景(大きさ視角10度)の上に増分として提示した。白色背景は順応状態を一定に保つために常に提示し(網膜照度は10または1000 t d)、その上に色誘導パターンを2秒間提示した。色誘導パターンの波長は430 nmから680 nmに渡って10 nm間隔で変化した。実験で測定された測度は2種である。一つは主観的輪郭線知覚閾で、主観的輪郭線が丁度知覚できるのに要する色誘導刺激の光強度と定義される。この場合、各試行で、被験者は主観的輪郭線が見えるかどうかを判断する。Petry ら(1983)によれば、主観的輪郭線の知覚内容は、見かけの明るさの変化と輪郭線の見かけの明瞭さの2つの側面があり、これらは刺激布置により異なる影響を受ける。実験では反応基準を統一するために、被験者は同一直線上にある線分やエッジによって引き起こされる閉塞(occlusion、主観的輪郭によって囲まれた図形・平面)の印象を基に判断した。線刺激の場合は均一な背景が主観的輪郭線によって2つの平面に分割されるという印象であり、カニツアの三角形では主観的輪郭線に囲まれた図形が見えるという印象である。もう一つの測度は、誘導刺激検出閾で、色誘導刺激を検出するのに要する色誘導刺激の光強度である。この場合



の被験者の反応基準は、通常の検出閾測定のとおりで、ターゲットが形、大きさ、構造に拘らずとにかく見えたかどうかである。

刺激は、2チャンネル・マックスウェル視光学系で提示し、1つのチャンネルは単色光誘導刺激を、他のチャンネルは白色背景を提示した。刺激パターンはマイクロフィルムで作られた。校正その他は、第1章で述べた通りである。被験者は3名で、そのうち2名は色覚正常者、他の1名は第2色覚異常である。閾値はランダム・ステアークース法によって測定した。

図3・3・9と10は、線誘導刺激（図3・3・7の刺激）の結果である。2名の色覚正常者について、主観的輪郭線知覚の分光感度曲線（白印）と誘導刺激検出閾の分光感度曲線（黒印）を示している。図3・3・9は線の幅が視角12.1分で、白色背景は10 t d（四角）または1000 t d（丸）であり、図3・3・10は線の幅が視角3.6分で白色背景1000 t dである。縦軸は閾値での放射エネルギーの逆数で定義される感度を相対値で表示しており、横軸は色の線の波長である。図から明らかなように、主観的輪郭線知覚閾と検出閾では分光感度曲線の形が異なる。誘導刺激検出閾では背景強度によって分光感度曲線の形状が変化するのに対し、主観的輪郭線知覚閾では分光感度曲線の形状は不変である。誘導刺激検出閾の結果は従来の研究で測定されている単色光増分検出閾の結果と一致し、背景強度が増加すると、分光感度曲線は550 nmあたりに1つのピークをもつ緩やかな曲線（10 t d）から450-460、540-550、610-620 nm辺りに3つのピークをもつ曲線（1000 t d）へ変化する。線の幅を小さくすると（3.6分）、分光感度曲線は570 nm辺りの谷が浅くなるが450 nm辺りのピークは明瞭である。このような変化は、第2章2節で述べたように、刺激の時間・空間変数を変えたり明順応レベルを変化させた時に、増分検出閾で一般にみられる特徴である（Sperling and Harwerth, 1971; King-Smith and Carden, 1976; Takahashi and Ejima, 1986; Mullen, 1987）。1つのピークの感度曲線は、比視感度曲線（luminous efficiency function）と一致し、明るさ系によるものと考えられている。3つのピークをもつ感度曲線は反対色系によるものと考えられている。以上の検出閾の結果とは対照的に、主観的輪郭線の知覚閾では、分光感度曲線の形は刺激条件（背景網膜照度及び線の幅）によって変化しない。分光感

度曲線の形は常に明るさ系の感度を反映している比視感度曲線と類似している。

図3・3・11は、第2色覚異常の被験者の結果である。（a）は線の幅が12.1分で背景は10 t dと1000 t d、（b）は線の幅3.6分で背景1000 t dの結果である。第2色覚異常者の結果の色覚正常者との大きな違いは、スペクトルの赤から緑の領域での分光感度曲線の形で、特に、1000 t d背景の検出閾曲線で顕著である。色覚正常者でみられる550と620 nmのピークと580 nmの谷が第2色覚異常者では明瞭でなく、その代わりに560 nmあたりに最大値を持つ1つのピークの緩やかな曲線となる。第2色覚異常者はM錐体が欠如していると考えられるので、その分光感度曲線はS錐体とL錐体の反応で記述できる。図3・3・11に示した実線は Warlaven (1974)によるL、S錐体感度で、これにより増分検出閾分光感度曲線はよく近似できる。第2色覚異常者の結果で興味ある点は、正常色覚者との共通性が以下の点で見られることである。即ち、主観的輪郭線の知覚閾の分光感度曲線は刺激条件によらず不変であるが、検出閾の分光感度曲線の形状は変化するという点である。

主観的輪郭線知覚閾の分光感度曲線の形の不変性は、図3・3・12にもっと明瞭に示している。ここでは、図3・3・9～11の主観的輪郭線知覚閾の3つの分光感度曲線を正規化し、Wysecki と Stiles (1982)による比視感度曲線  $V_{\lambda}$  と比較してある。第2色覚異常者については、比視感度曲線はL錐体感度となる。比視感度曲線が短波長領域の感度を過小評価している問題（Judd, 1951 b; Sperling, 1961; Tansley and Glushko, 1978, Drum, 1983）及び、L錐体とM錐体の数の相対的比率に個人差があることなどを考慮すると、主観的輪郭線知覚閾の分光感度曲線は比視感度曲線とよく一致する。このことから、線刺激に基づく主観的輪郭線知覚は、背景強度の増加により反対色系の方が感度がよい場合でさえ、常に明るさ系によって媒介されていることが示唆される。従って、線刺激に基づく主観的輪郭線知覚の生成は、輝度コントラストがある限り反対色過程とは並行して独立に行われていると考えられる。更に、主観的輪郭線知覚閾の分光感度曲線では、検出閾感度曲線にみられる短波長のピークが全く見られない。このことは、S錐体は線刺激に基づく主観的輪郭線の知覚過程ではほとんど寄与していないことを示唆する。第2色覚異常者の結果の示



す色覚正常者との共通性から言えることは、線刺激に基づいた主観的輪郭線知覚は明るさ系に媒介されるので、色覚異常であることは主観的輪郭線の形成には影響しないであろうということである。

図3・3・13はカニツァ三角形の刺激布置(図3・3・8の刺激)の結果を2名の色覚正常者について示している。図では、図形に基づく主観的輪郭線知覚閾分光感度(白印)と刺激検出閾の分光感度(黒印)を背景網膜照度10 t d(四角)と1000 t d(丸)について示している。まず、刺激検出閾の分光感度曲線については線刺激の場合と同様に、背景強度の低い時には比視感度曲線と一致し、背景強度が高いと反対色系の特徴である3つのピークの感度曲線となる。580 nm辺りの谷は線刺激に対する分光感度曲線よりも深くなるが、これは刺激が大きいためである(Takahashi and Ejima, 1986; Snelgar et al., 1987)。次に、主観的輪郭線知覚閾の分光感度を見てみると、結果は、線刺激に基づく主観的輪郭線の場合と異なる特徴をもっている。背景強度を変化すると、図形に基づく主観的輪郭線知覚閾の分光感度曲線は検出閾分光感度曲線と協調して変化する。即ち、10 t d背景では曲線は550 nm辺りに1つのピークをもつ緩やかな曲線であるが、1000 t dでは440-450、540-550、610-620 nmに3つのピークをもつ曲線に変化する。図3・3・14は第2色覚異常者の結果である。この場合もやはり、背景強度を増加すると、主観的輪郭線知覚閾の分光感度曲線は検出閾分光感度曲線と協調して変化している。

カニツァの図形に基づく主観的輪郭線知覚閾の分光感度曲線が明順応(背景強度の増加)によって示す変化は2つある。まず第一は、S錐体によって吸収される短波長光に関係した変化で、感度上昇により410-480 nmのピークが現れる。この変化は第2色覚異常者と色覚正常者に共通して見られる。これは、S錐体がL、M錐体に比べて明順応しにくく、また、S錐体信号が反対色過程を必ず経由して知覚効果を現すことによって起こる変化であると考えられる(Mollon and Polden, 1977; Augenstein and Pugh, 1977)。第二は、L錐体とM錐体によって吸収される中・長波長光に関係した変化である。この変化は、色覚正常者でみられ、赤-緑反対色過程、即ち、L錐体とM錐体の反応の間の抑制的相互作用による(King-Smith and Kranda, 1981; Sperling and

Harwerth, 1971)。従って、3つのピークの分光感度曲線は、図形に基づく主観的輪郭線の形成には反対色過程が寄与していることを意味する。反対色過程が機能するのに有利な刺激条件は、大きな刺激、長い提示時間と明るい白色背景である。背景の明るさレベルによって、図形に基づく主観的輪郭線知覚閾分光感度曲線の形が変化することは、明るさ系と反対色系の2つの機構が輪郭線の形成に寄与し、明順応状態によってこれら2つの機構の相対的寄与が変化することを意味する。

以上の実験結果を要約すると、

- 1) 主観的輪郭線知覚では、誘導刺激の幾何学的布置によって、基本的に異なる性質をもった2つの過程が存在する。
- 2) 線刺激に基づく主観的輪郭線の知覚過程は、明るさ系のもつ分光感度特性を示す。この過程は、色とは独立に形に関係する過程で高空間周波数に感度がよいと考えられる。この過程の反応は誘導線刺激の共線性または近接性によって引き起こされると考えられるので、von der HeydtとPeterhans(1989)、GrossbergとMingolla(1985a,b)及びFinkelとEdelman(1989)らが示唆しているように、方向選択性といった性質をもった神経細胞の活動を基本とすると考えられる。
- 3) 図形に基づく主観的輪郭線の知覚過程は、複数の機構の寄与を含む。少なくともそのいくつかは色系である。この過程は、刺激条件によって、明るさ系のもつ分光感度特性と反対色系の分光感度特性のいずれかを示す。この過程は、明るさ系と反対色系の活動の結合されたものである。この過程の反応は明るさコントラスト及び色コントラストによって引き起こされると考えられるので、FrisbyとClatworthy(1975)、DayとJory(1980)、Day(1987)、ShapleyとGordon(1987)及びde Weertとvan Kruysbergen(1987)らが示唆しているように中心-周辺受容野特性を基本とすると考えられる。

主観的輪郭線知覚が2つの機構を含むという考えは以下の一連の研究でも示唆されている。Petryら(1983)は、線の末端のコントラストと明るさコントラストをあげ、誘導刺激が狭い時は前者の寄与が大きく、誘導刺激が広い時は後者の寄与が大きいと示唆している。DrespとBonnet(1991)は、明るさの差に



対して生じる過程と輪郭線を生成する過程を区別している。前者は主観的輪郭線の境界付近での検出閾増加という形で現れ側方性の相互作用による過程であり、後者は誘導刺激要素の幾何学的共線性、近接性によって決まる過程であると示唆している。Grossberg と Mingolla (1985 a,b) は、境界輪郭線機構と特徴輪郭線機構を仮定している。前者は方向及びコントラストの強さに反応しコントラストの方向（白から黒か、黒から白か）には反応しない。後者はコントラストの方向と強さに反応する。Peterhans と von der Heydt (1989) は、エッジや線の検出機構と、線の先端や角に感度のよい機構を仮定している。前者は長さに対して加重を示し、後者は同一線上のパターンによく反応する。これらの研究で提唱された2つの機構は同じものとは言えないが、次の点で共通性がある。即ち、一つの機構の反応は線の終端で引き起こされ、もう一方の機構は明るさコントラストで引き起こされると言うことである。上の実験で示された結果は、この考えを支持する結果である。

先に述べたように、Peterhans と von der Heydt (1989)、von der Heydt と Peterhans (1989) は、大脳皮質 V2 領域が主観的輪郭線の生理学的座 (locus) であることを示した。2つの機構の仮説は、この V2 にある輪郭線知覚機構への入力に2種あり、それらは相異なる反応特性を持っていることを示唆する。大脳皮質視覚領の領域 V1 と V2 は明確なモジュール構造をもっており、単純化すると、少なくとも3つの処理系があることはよく知られている。V1 では、2層と3層に parvo-blob と parvo-interblob と呼ばれる神経細胞群が、4B層に magno とよばれる神経細胞群があり、parvo-blob 細胞は V2 の thin stripes に、parvo-interblob 細胞は interstripes に、magno 細胞は thick stripes にそれぞれ投射される (van Essen and Maunsell, 1983; DeYoe and van Essen, 1988; Zeki and Shipp, 1988)。これらの3つの処理系は、それぞれ反応の選択性の異なる細胞を含む。波長選択性は blob 細胞に集中しこれらの細胞は方向選択性を持たない。interblob 細胞は通常方向選択性をもち、magno 細胞は運動の方向選択性をもつ。静止パターンの場合には主に parvo (parvo-blob と parvo-interblob) 系が関与するといわれている。Thorell ら (1984) は、色彩パターンと輝度パターンに対するサル V1 細胞の反応の特徴を電気生理学的に測定し、色情報が空間的パターンの存在を検出するのに用いられていることを示した。

第一に、V1 及び外側膝状体 LGN でみられる反対色応答細胞の大多数が、色の変化に加えて輝度の変化にも応答する。第二に、V1 でみられる反対色応答細胞は形のある側面、即ち低空間周波数、を処理するのに適している。これらの事実は、視覚系の反対色系は色とともに輪郭を把握するのに非常に適していることを意味する。Zeki と Shipp (1988) は、parvo 系は色の変化と輝度の変化の両方に応答することを示した。色の変化に応答する細胞は輝度の変化に応答する細胞より低空間周波数に同期しており、この系の全体としての反応（色か明るさか）は刺激の空間周波数に依存する。赤-緑反対色系が、刺激の空間周波数に依存して明るさ反応と色反応を示す（分光感度曲線が変化する）ことは、第2章2節で精神物理学的測定に基づいて詳述した。

このような知見を基に、主観的輪郭線知覚の特徴をみてみると、主観的輪郭線の閾値関数は高空間周波数（線刺激布置）では明るさ系の感度特性を示し、低空間周波数（図による刺激布置）では明るさ系と反対色系の両方の感度特性を示す。線刺激布置の場合は、格子パターンの線が高空間周波数成分を含むので、高空間周波数に応答し方向選択性をもった神経細胞を活性化すると考えられる。これらの細胞の多くは、先に述べたように明るさ系の分光感度特性をもっている。Paradiso ら (1989) によれば、線刺激に基づいて知覚される主観的輪郭線に順応すると、主観的輪郭線による傾きの順応効果 (tilt aftereffect) がみられ、その効果は順応した主観的輪郭線の傾きに依存することを報告している。このことから、線刺激に基づいた主観的輪郭線は方向選択性をもった神経細胞の活動に基づいていることが示唆される。これとは対照的に、図の刺激布置は低空間周波数成分で特徴付けられる。低空間周波数の刺激は反対色系に対して適刺激であるので、図に基づいた主観的輪郭線の色による検出力は線刺激布置に対してよりも大きくなる。従って、図に基づく主観的輪郭線は中心-周辺拮抗によるコントラスト検出機構によって生成され则认为られる。第2章2節で示したように、中心-周辺拮抗型受容野をもつ赤-緑反対色系は、順応レベルが低いと明るさ系の特徴を示し、順応レベルが高くなると色（反対色）系の特徴を示す。これは、図 3・3・13 と 14 の結果と一致する。更に、次のような主観的輪郭線の現象的側面は、図に基づく主観的輪郭線が中心-周辺拮抗によるコントラスト検出機構によって生成されるという考えを支持する。



GrossbergとMingolla (1985 b)は、主観的輪郭線は灰色背景上に2つの白の扇形と2つの黒の扇形を配した刺激布置でも生じることを示している。この現象は、コントラストの方向（白から黒、または、黒から白）が逆であるようなエッジの間でもそれを結ぶ主観的境界線が知覚されることを意味している。即ち、コントラスト（輝度の不連続）が存在するということが主観的輪郭線の誘因となっており、コントラストの方向（明から暗か、暗から明か）は関係しない。コントラストの方向に無関係にコントラストの存在を検出するような反応特性は、中心-周辺拮抗機構から生じる。

以上のことから、主観的輪郭線を生成する過程では、明るさ系と反対色系を含む相異なる機構が相互補完的に並行して機能していることが明かとなった。刺激の幾何学的布置や、空間変数、順応状態等は、このような多重の処理系の働きを制御しており、我々は視覚像に含まれる多様な手がかりを利用することによって対象の輪郭を確実に把握することができる。

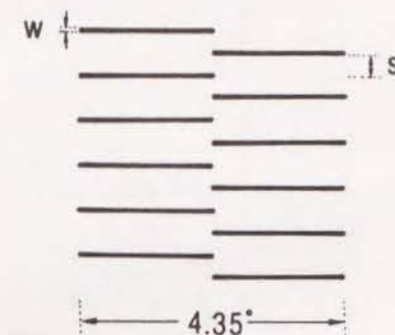


図 3・3・1 等輝度条件での主観的輪郭線知覚を誘導する刺激布置

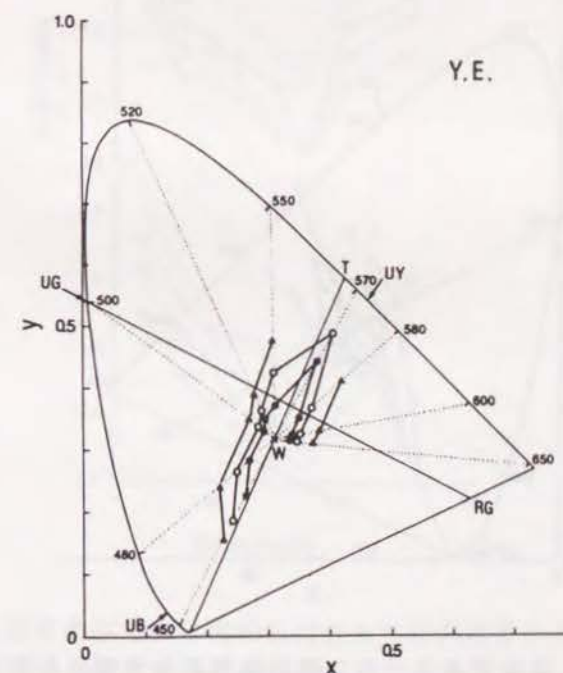


図 3・3・2 等輝度条件での主観的輪郭線知覚閾の色刺激色度  
(被験者 Y E) W 白色点、▲1.74', ○3.48', ●6.95'



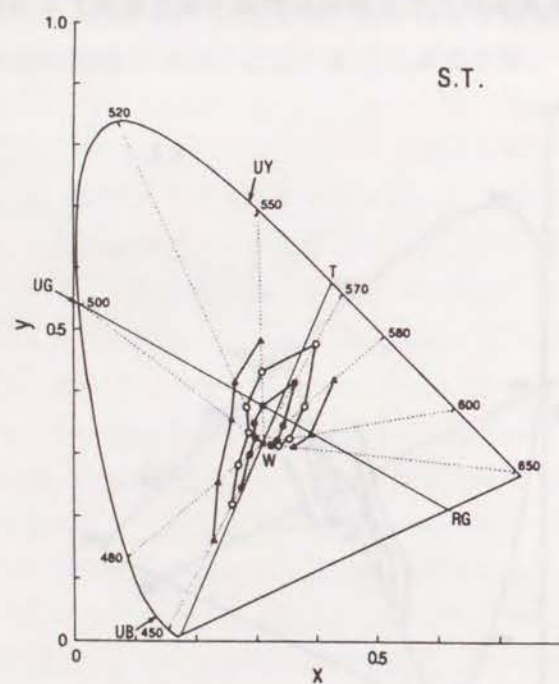


図 3・3・3 等輝度条件での主観的輪郭線知覚閾の色刺激色度  
(被験者 S.T.) W 白色点、▲1.74', ○3.48', ●6.95'

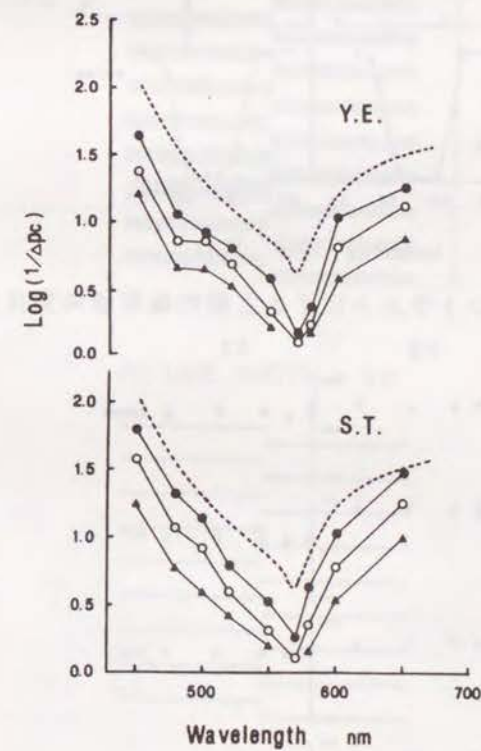


図 3・3・4 等輝度条件での主観的輪郭線知覚閾純度差の刺激波長依存性  
図 3・3・2～3 に基づく



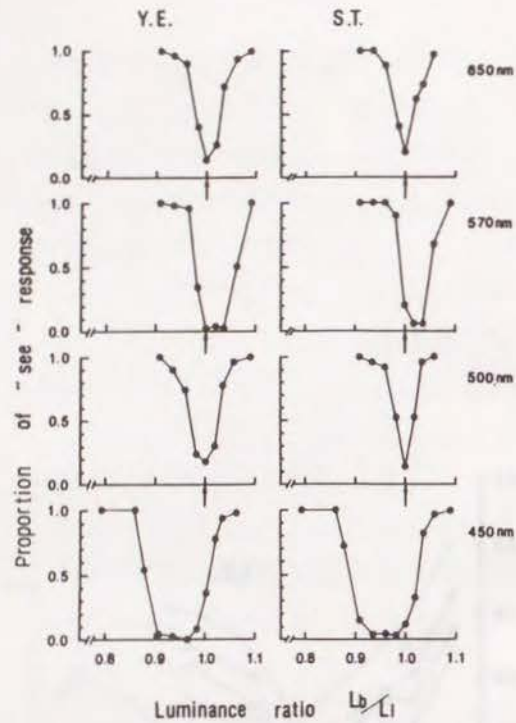


図 3・3・5 輝度コントラストによる主観的輪郭線知覚反応の比率の変化

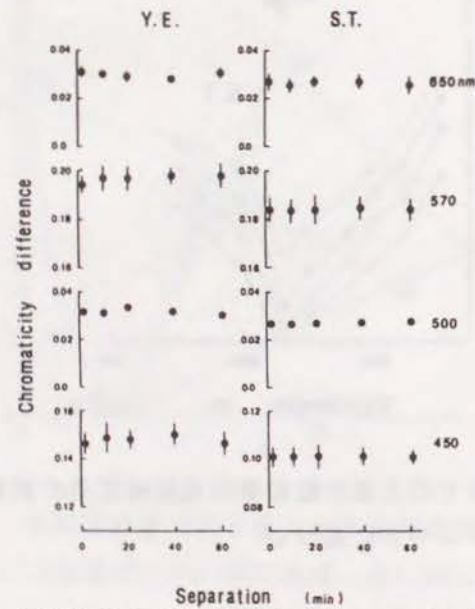


図 3・3・6 主観的輪郭線知覚閾色度差に及ぼす線の間隔の効果

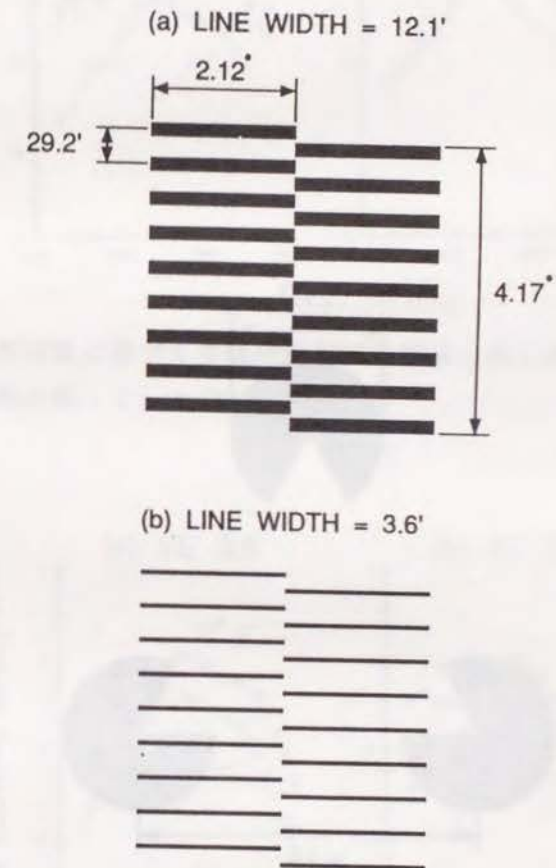


図 3・3・7 線刺激に基づく主観的輪郭線誘導刺激



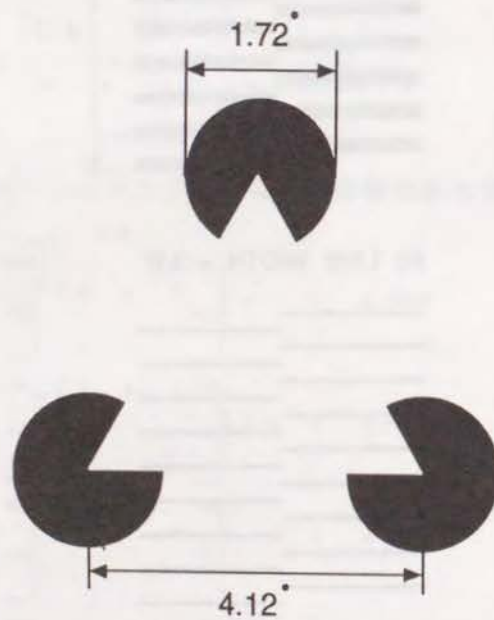


図 3・3・8 カニツアの三角形

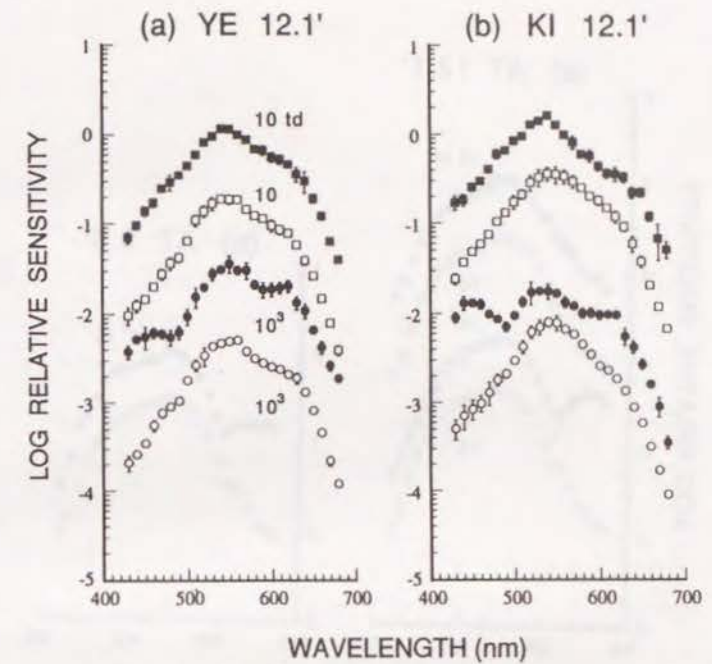


図 3・3・9 線刺激に基づく主観的輪郭線知覚閾と検出閾の分光感度曲線  
線の幅 12.1 分、正常色覚者

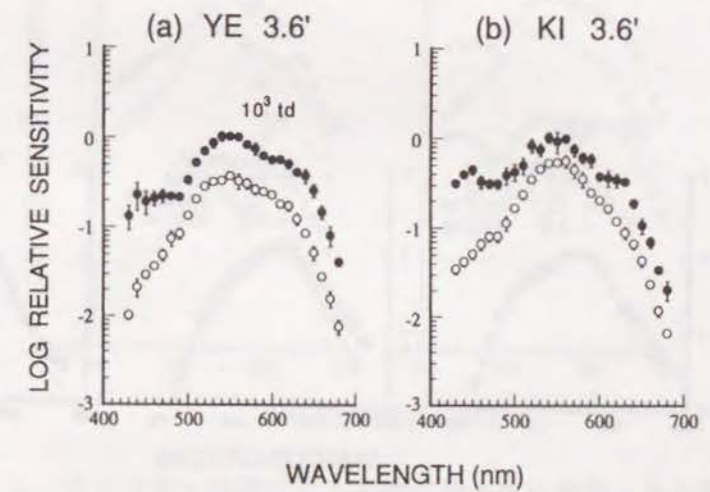


図 3・3・10 線刺激に基づく主観的輪郭線知覚閾と検出閾の分光感度曲線  
線の幅 3.6 分、正常色覚者



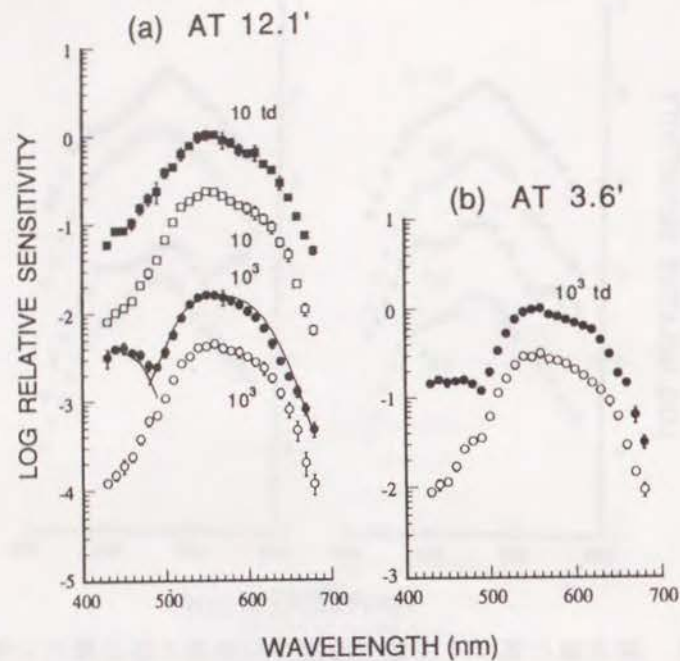


図 3・3・11 線刺激に基づく主観的輪郭線知覚閾と検出閾の分光感度曲線  
第 2 色覚異常者

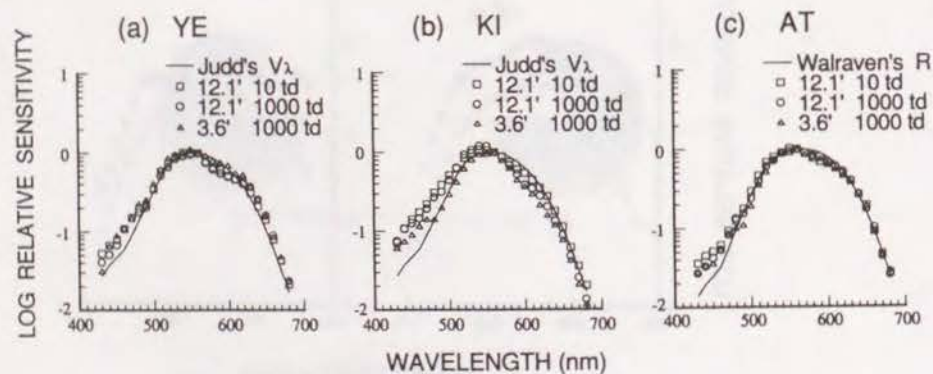


図 3・3・12 線刺激に基づく主観的輪郭線知覚閾の分光感度曲線と比視感度曲線の比較

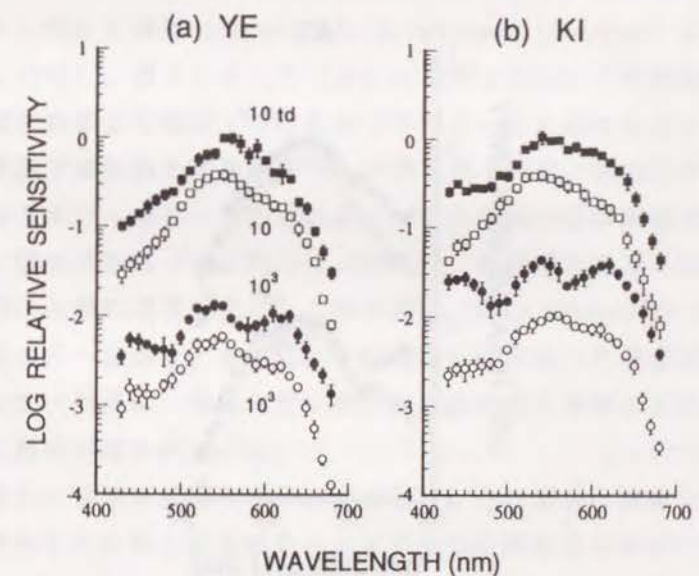


図 3・3・13 カニッツァ刺激による主観的輪郭線知覚閾と検出閾の分光感度曲線  
正常色覚者



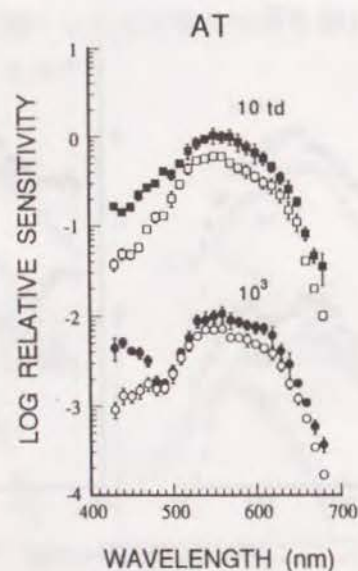


図 3・3・14 カニツァ刺激による主観的輪郭線知覚閾と検出閾の分光感度曲線  
第 2 色覚異常者

#### 4 節 ネオン・カラー効果

知覚的対象は、視野が分節され、様々な刺激手がかりが機能的にまとめられて単一体を構成することによって形が与えられる。3 節で述べた主観的輪郭線知覚の結果は、線の末端やコントラストを手がかりとして輪郭線を補完する過程が、「形をもった対象の表面」という知覚的印象の形成には重要であることを示している。特に、線の末端で起こる補完過程が重要であるが、これについては、主観的輪郭線とは性質を異にする次のような錯視現象がある。これは、幾何学的刺激布置の中で空白である領域が主観的に色や明るさで満たされる印象を生じるような錯視現象である。図 3・4・1 (a) に示すように、4 本の線分を放射状に配し互いに交差しないように中心に空白をおくと、線分の端の間にできる中心の隙間の明るさは背景よりも明るく見える。逆に、黒い背景の上に白の線で同様のパターンを配すと、白の線の端の中心の隙間は背景よりも暗く見える。線の隙間に主観的な明るさの充填を起こすこの錯視現象は、エーレンシュタイン明るさ錯視 (Ehrenstein brightness illusion) と呼ばれる (Ehrenstein, 1941)。図 3・4・1 (b) に示すように、この刺激布置の中心の隙間に放射状の線分を結ぶように色の十字パターンを埋め込むと、その色の十字は色の皮膜で覆われた印象を伴う。十字を覆う円形の色の広がりはその見えの印象からネオン・カラーと呼ばれるが、その色相は誘導刺激である色の十字パターンと同じである (van Tuijl, 1975)。色の線と白または黒の線の間の境界には色の主観的境界が見え、これは浸出 (neon bleeding) と呼ばれる。色の浸出は線の外へ広がり、その広がり主観的境界線内の領域を満たす。このネオン・カラー効果は、形態知覚に於ける色の役割を考察するのに適した錯視現象として興味を持たれている。

ネオン・カラー効果を説明する一つの仮説は、色の浸出は細密なパターンが明るさ系で解像される時に反対色系によって生じる現象であるというものである (Day, 1983; Livingstone and Hubel, 1987)。反対色系は明るさ系に比べて何倍も空間解像度が悪いことはよく知られている。反対色系が解像できないほど細密な像の形態は色では弁別出来ないと考えると、反対色系の解像度の限界を越えているが明るさ系の解像度の限界は越えていないようなある範囲の細



密なパターンに対しては、パターンを弁別できても色はにじんで見えることになる。すなわち、パターンが反対色系の解像度を越えると色はにじむ（色の同化）と考えることが出来る。

色の同化によるネオン・カラー効果の単純な説明は、反対色系によって表象される細密なパターンはぼけて不鮮明であるということは説明する。しかし、以下の2つの理由でこの色の同化による説明は妥当性を欠く。まず第一に、ネオン・カラー効果は色の線が放射状の白／黒の線の隙間にはめ込まれた時のみ生じる現象であり、色の十字は単独で存在する時には色の線は解像されており色の浸出は見られない。第二に、同化による説明では、ネオン・カラー効果が幾何学的な刺激布置の僅かな変化によって非常に影響されるという事実を説明できない。Van Tuijl と Leeuwenberg (1979) は、ネオン・カラー効果が生じるかどうか、生じた時の強さは、誘導刺激が構造的にどの様に統合されているかに依存することを示している。Redies と Spillmann (1981) 及び、Redies ら (1984) はネオン・カラー効果への空間変数の影響を調べ、ネオン・カラー効果の強さ、色の浸出の形や広がり、色の線の長さ、白／黒の線の長さ、色の線と白／黒の線のなす傾きによって非常に影響を受けることを明らかにしている。線を長くしたり、線同士が共線的でなかったり、傾きがあるとネオン・カラー効果は弱くなる。彼らによる空間変数の効果の定量的測定は、知覚現象として効果が起こるために要請される中心の線の隙間の大きさが、大脳皮質にある超複雑細胞と呼ばれる神経細胞の末端抑制 (end-zone inhibition) の示す反応特性と対応づけられることを示唆している。

ここで重要なことは、色の同化という知覚現象とネオン・カラー効果の間の違いが、ヘルマン格子による明るさ錯視とエーレンシュタイン図形による明るさ錯視の間で見られる違いと非常に類似していることである。Spillmann (1975) によれば、最も顕著な差は明るさの変化が起こる錯視領域の大きさで、ヘルマン格子ではそれは最大視角5分程度であるのに対し、エーレンシュタイン図形では視角1度にも及ぶ。色の空間的広がりに関して同様のことが、色の同化とネオン・カラー効果の間にも当てはまる。ヘルマン格子による明るさ錯視は末梢的な現象であり明るさ系の中心-周辺拮抗受容野特性と対応するが、エーレンシュタイン図形による明るさ錯視は形態の知覚の生理学的座である大脳皮

質にある超複雑細胞の末端抑制 (end-zone inhibition) の示す反応特性と対応づけられている。以上のことから、ネオン・カラー効果の説明は、色と形態の相互依存性の枠組みで与えられるべきであることが明かである。

ネオン・カラー効果が生成される過程は、色の不連続と明るさの不連続の両方から影響を受け、両者の相互作用に基づく過程であると考えられる。従って、ネオン・カラー効果における色と明るさ成分の間の相互作用を明らかにする必要がある。以下で述べる実験は、この目的で行われた。実験では、閾値を測定する手続きにより、ネオン・カラー効果が生じる時の、図形的布置、色、輝度といった刺激変数の効果を測定した。ここでは、ネオン・カラー効果の2つの現象的側面に特に焦点を当てた。一つは明るさの効果で、もう一つは色の広がりである。エーレンシュタイン図形によって引き起こされる明るさの効果と色十字のはめ込みによって生じる色の浸出の効果の分光特性を測定することによって、色の図が地から明晰に区別される時の色の形態知覚過程と色の浸出現象との関係を明らかにした。

#### ネオン・カラー効果における明るさ・色成分の相互作用の実験による検討

図3・4・1は、実験で用いられた刺激布置である。(a)はエーレンシュタイン図形で、これによって引き起こされる明るさ効果を測定した。図形の線の幅と長さはそれぞれ視角1.6分と41.2分である。線の間の隙間は視角20.6分である。この誘導刺激は単色光で、円形白色背景（大きさ視角10度）上に増分として2秒間提示した。白色背景は常に提示し、網膜照度は20 t d か 2000 t d である。放射状の線の隣接する末端の間の隙間に、背景より暗い主観的斑点が見える。この斑点は主観的境界線によって輪郭が描かれ、大抵の場合円形である。丁度主観的斑点が見える時の色の誘導線刺激の光強度を閾値として、線刺激の波長の関数として測定した。

ネオン・カラー効果の測定には、図3・4・1(b)に示すように、エーレンシュタイン図形の隙間に色の十字をはめ込む。線の幅、長さは上とおなじである。6種のエーレンシュタイン図形を用い、線の色が白、黒、と4単色光（460、500、580、640 nm）である。円形白色背景（大きさ視角10度、網膜照度は20 t d）上に200 t d（黒の場合は0 t d）のエーレン



シュタイン図形を常に提示し、単色光の色の十字を2秒間隙間に提示した。エーレンシュタイン図形に色の十字がはめ込まれると、十字の周りに色の浸出が見られる。エーレンシュタイン図形の色6条件のそれぞれについて、丁度色の浸出が見える時の色の十字刺激の光強度を閾値として、十字刺激の波長の関数として測定した。

4チャンネル・マックスウェル視光学系により刺激を提示した。2チャンネルは白色背景と白色パターンを提示した。白色光の色温度は8700Kである。他の2チャンネルは単色光パターンを提示した。被験者は2名、いずれも色覚正常者である。閾値は、ランダム・ステアークース法によって測定した。測定は、暗順応5分後に白色背景に5分間明順応した後開始された。

図3・4・2は、2名の被験者の、エーレンシュタイン図形によって誘導される明るさ錯視知覚の感度を図形の波長の関数として示している。白印は200 t d 白色背景で、黒印は20 t d 白色背景の結果である。縦軸は明るさ錯視知覚閾値での刺激の放射エネルギーの逆数として定義される感度で、対数単位で示している。図より明らかなように、エーレンシュタイン図形によって誘導される明るさ錯視知覚（この場合は暗さの促進現象）の分光感度曲線は、550 nm 辺りに1つのピークをもつ緩やかな曲線で、図中の実線で示した比視感度曲線  $V_\lambda$  (Wyszecki and Stiles, 1982) とよく一致する。この分光感度曲線の形状は、明るさ系の感度曲線に対応する。従って、色刺激図形を用いても、エーレンシュタイン図形の放射状の線によって誘導される効果（明るさ錯視）は必ず明るさ系によって媒介され、色系は寄与しないことが明かである。

図3・4・3には、2名の被験者の、ネオン・カラー効果の知覚の感度を色の十字の波長の関数として示している。白印は白色エーレンシュタイン図形で、黒印は黒のエーレンシュタイン図形である。2名の被験者、及び白と黒のエーレンシュタイン図形共に、ネオン・カラー効果知覚閾の分光感度曲線は450、530-540、610 nm 辺りに3つのピークをもつ。570 nm と480 nm 辺りの谷は反対色系が寄与していることを意味する。従って、ネオン・カラーの色の浸出は反対色系によって生じると考えることが出来る。

図3・4・4は、4つの単色光エーレンシュタイン図形についての、ネオン・カラー効果の知覚の分光感度曲線である。4つの曲線は、460、500、

580、640 nm エーレンシュタイン図形の結果であり、見やすくするために縦軸に沿って1対数単位ずつ移動している。結果から明らかなことは、エーレンシュタイン図形と十字の色が類似しているスペクトル領域では感度が選択的に低下することである。エーレンシュタイン図形と十字の色が異なるスペクトル領域では、感度曲線はやはり反対色の性質を示し、460と500 nm のエーレンシュタイン図形では570 nm に谷があり、580と640 nm のエーレンシュタイン図形では480 nm に谷がある。図3・4・3と図3・4・4を比較すると、感度の低下は、誘導刺激の色が類似する波長領域で3つのピークのうちの1つが選択的に消失する形で起こっている。このことは、感度低下が反対色系の反応の枠組みで起こっていることを示し、恐らく、色のエーレンシュタイン図形による色対比効果が原因と考えられる。色対比効果については、Takahashi と Ejima (1983a) が等照度の単色光線刺激が誘導する対比効果を誘導刺激の波長の関数として測定しており、刺激の反対色相として誘導される対比色の色反応関数は反対色過程の特徴を持つことを明らかにしている。実験での被験者の観察によれば、色のエーレンシュタイン図形が提示されると白色視野全体が均一に反対色相に色づくため、エーレンシュタイン図形と類似した色の十字が提示されても色のにじみを見ることが困難であると報告している。

ここで、注意すべきことは、色の浸出という見え自体は反対色過程によって媒介されていても、エーレンシュタイン図形は明るさ錯視を同時に誘導しており、これは常に明るさ系によって媒介されていることである。従って、線の隙間で起こる色の主観的充填という知覚現象は明るさ錯視と色の広がりという2つの側面をもっており、これら2つの側面は2つの別々の機構によって媒介されていると考えられる。即ち、エーレンシュタイン図形の線の隙間に誘導される明るさ錯視は明るさ系によって媒介され、これによって誘導された主観的面に広がる色の見えは反対色系によって媒介される。明るさ系は線の末端で起こる効果に関与し、反対色系は広がる色の効果に関与する。ネオン・カラー効果は、単に、反対色系による像の表象の解像度が劣るために起こるのではなく、色成分と明るさ成分の相互作用によって起こるのであり、エーレンシュタイン図形の線の隙間に明るさ効果が誘導される時に、そこにはめ込まれた色の図形が不明瞭となり色がにじむために起こると考えられる。



van Tuijlとde Weert (1979)はネオン・カラー効果の現象的分析により、パターンを構成する線の輝度の関係やパターンと背景の輝度の関係等の明るさの要因がネオン・カラー効果の有無や強さに大きく影響することを明かにした。ネオン・カラー効果では、輝度の要因と刺激の幾何学的布置が決定的な影響を及ぼすという現象的特徴を考えると、明るさ系の寄与は反対色系の寄与よりもっと基本的であると考えられる。これを確認するために以下の実験を行った。

ネオン・カラー効果は、図3・4・4に示したように2種の色で構成される刺激によっても観察される。ここで検証される仮説による予測は以下の通りである。もし様々な単色光エーレンシュタイン図形の色を比視感度を基に等輝度とすれば、従って、(図3・4・2の結果により)図形の隙間で起こる明るさ錯視効果を等しくすれば、これらの等輝度のエーレンシュタイン図形に特定の色の十字をはめ込むことによって生じる色の広がり(ネオン・カラー)は同じ程度の強さ、または、同じ知覚閾となるはずである。これを検証するために、一定の色相の単色光の十字に対して、比視感度を基に等輝度(200 t d)とした単色光エーレンシュタイン図形の波長の関数として、ネオン・カラー効果の知覚閾を測定した。色の十字は4条件、465、500、570、650 nmとし、各条件でエーレンシュタイン図形の波長の関数として、ネオン・カラー効果を丁度生じる時の十字の光強度を測定した。図3・4・5は4つの十字色条件の結果を2名の被験者について示している。縦軸はネオン・カラー効果の感度で、横軸はエーレンシュタイン図形の波長である。4条件のデータは1対数単位ずつずらしてある。黒印のデータ点が、エーレンシュタイン図形と十字の色が異なる場合で、白印のデータ点は色が類似するため対比効果により感度が低下する場合である。ここでは、黒印のデータのみが問題となる。結果は、エーレンシュタイン図形の色が等輝度であれば、ネオン・カラー効果を知覚する感度はほぼ一定であることを明かに示している。このことから、先の仮説は支持され、エーレンシュタイン図形の隙間に明るさ系の媒介によって生起する明るさ効果がネオン・カラー効果の生起には決定的であることが明かである。

以上のことから、ネオン・カラー効果を引き起こす知覚的過程を考える時には、刺激の色成分と同様明るさ成分によっても影響され、明るさ成分の方が重

要な役割を演じているような機構を考える必要がある。以下で仮説として提示する機構は、色の図形の知覚的明晰さ、即ち、色がにじむか否か、が色相信号と同時に存在する明るさコントラスト信号に依存するような機構である。

エーレンシュタイン図形の線の隙間に共線的な線分をはめ込むと、明るさ錯視は、はめ込まれた線分の見かけのコントラスト(明るさまたは暗さの減少による線分の知覚的明晰さ)の減少という現象として生じる。はめ込まれた線分は、単独で存在する同じ輝度の線分に比べて、背景とのコントラストが低く見える。このコントラスト減少効果は、大脳皮質視覚領の超複雑細胞の末端抑制(end-inhibition)によって説明される(Jung, 1978; Redies et al., 1984)。超複雑細胞の受容野は、楕円形の興奮性領域の両端に抑制性の領域をもつ(Hubel and Wiesel, 1965)。オンー中心超複雑細胞の反応は、明るい線刺激をその抑制性領域に投影すると、末端抑制が誘導されて減少する。従って、その細胞の中心興奮性領域に投影された明るい線刺激は、単独ではなく2つの隣接する明るい線刺激(末端領域に投影する)にはめ込まれると、単独の時に比べてより弱い反応しか引き起こさない。この反応の減少がコントラスト減少という知覚を生じる。ここで考察している仮説は、このコントラスト減少によって色の充填過程(filling-in process)が顕在化し、これが知覚的にはネオン・カラー効果を引き起こすというものである。

輝度のエッジやコントラストがあることによって色相の不連続性による視野の分節が促進されることを示す多くの色知覚現象の分析結果がある。第一に、KoffkaとHarrower(1931)は、明るさの差を同時に伴わない単なる色の差では知覚の体制化は驚くほど起こりにくく、等輝度の境界線は曖昧な見えを生じることを示している。刺激の各部分が輝度差を伴わない色の諸領域として提示されると、その刺激はばらばらの関連のない色の"島"として知覚される。この刺激に輝度の差を導入すると、直ちに、刺激の全体的・包括的統合が見られる。この現象はリーブマン効果と呼ばれる(Liebmann 1927)。KoffkaとHarrower(1931)は、この効果は、図と地の分節には輝度差が必要であることを意味すると指摘している。絵画における印象派の作品や色の下絵にみられるように、高いコントラストの明暗のエッジはたとえ色の塊がエッジをはみ出しているとしてもそれらを捉え、形に含み込む。第二に、Koffka(1935)は、コフカの輪によって輝



度のエッジが見かけ上の色相の不連続を創り出し得ることを示している。第三に、色の変化による境界を知覚的に固定するのに輝度のエッジが重要であることのもっと直接的な証拠は、静止網膜像の実験によって得られている。Yabus (1967) 及び Gerrits と Vendrik (1970) によれば、静止網膜像による知覚現象から示唆されることは、輝度のエッジが色の充填 (filling-in) を阻害することである。従って、輝度の不連続 (コントラスト) 信号が広がっていく色を遮断しなければ、色は妨害されるまで充満すると考えることが出来る。

通常状況では、充満 (filling-in) は黒→白エッジから始まり白→黒エッジに遭遇するまで進展する。つまり、光がついた時、観察者は明瞭な輪郭を持ったあるパターンの明るい部分を形として見る。この時、輝度コントラストという防壁が輪郭全体に沿って存在するからである。最近、Paradiso と Nakayama (1991) は、短時間提示される白の円盤の中心の明るさが、より小さい半径の細い白の同心円を直後に短時間提示することによって抑制されることを示した。この結果は、ある感覚的大きさの明るさ値が円盤のエッジから広がっていき、それは、同心円の輝度輪郭線によって妨害されることを示唆する。彼らは、同様の効果が色刺激を用いても生じ、それは色相には拘らないことを示している。

輝度の不連続 (コントラスト) が色相の広がりを遮断すると考えると、ネオン・カラー効果は以下のように説明される。エーレンシュタイン図形の線の隙間ではコントラスト減少効果が働き、そこにはめ込まれた線刺激に対しては知覚的明るさのみならず色の充満を妨害する効果も抑制される。従って、線の輪郭を規定する輝度コントラスト信号の減少により、色は遮断されず充満する。この結果、ネオン・カラー効果が生じる。先に、エーレンシュタイン明るさ錯視は大脳皮質視覚領 V1 の超複雑細胞によって媒介されることを指摘したが、輝度エッジによる色の広がりの妨害は V1、即ち、エーレンシュタイン明るさ錯視に関与する機構、以降の段階で起こると考えられる。このことは、静止網膜像とマスキングの結果から、Gerrits と Vendrik (1970)、及び、Paradiso と Nakayama (1991) によって提案された、filling-in の現象は V1 以降で起こるという指摘と一致する。

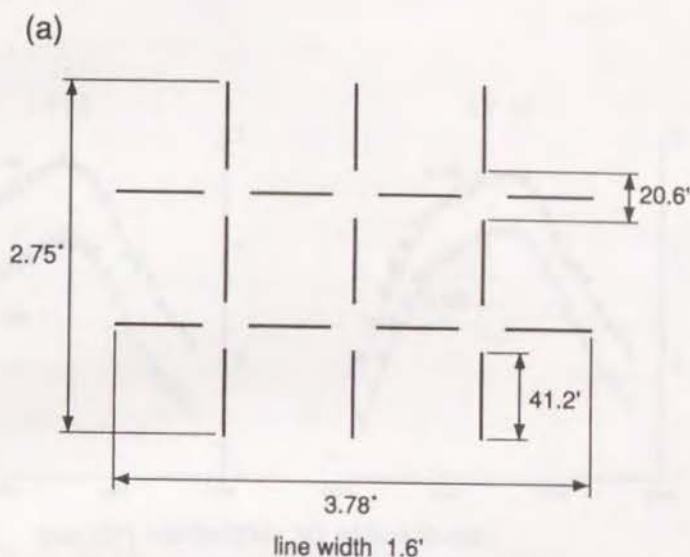
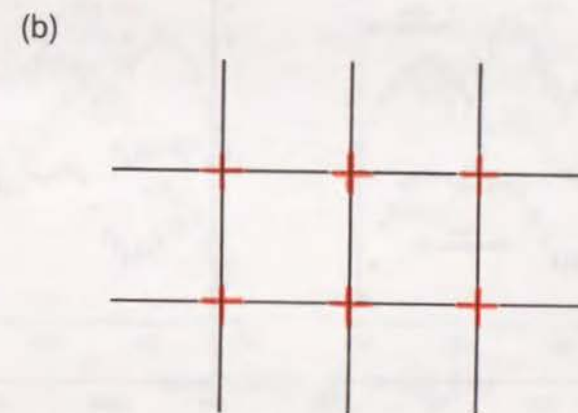


図 3・4・1 (a) エーレンシュタイン図形による明るさ錯視



(b) ネオン・カラー効果誘導刺激



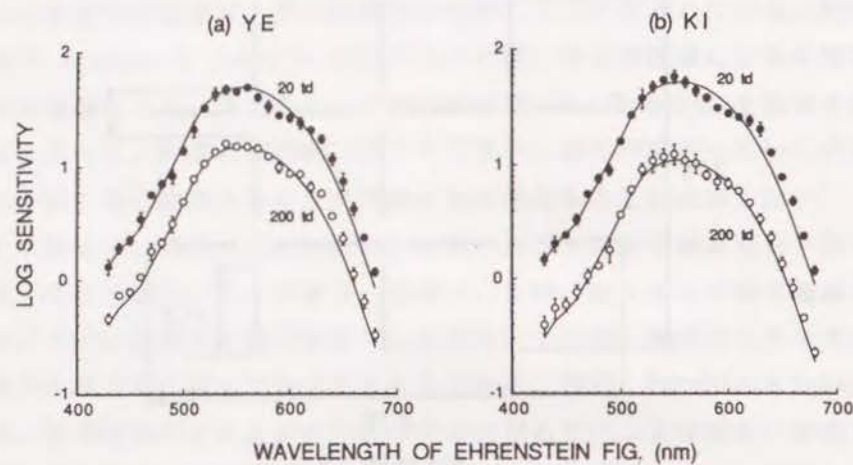


図 3・4・2 エーレンシュタイン明るさ錯視知覚閾の分光感度曲線

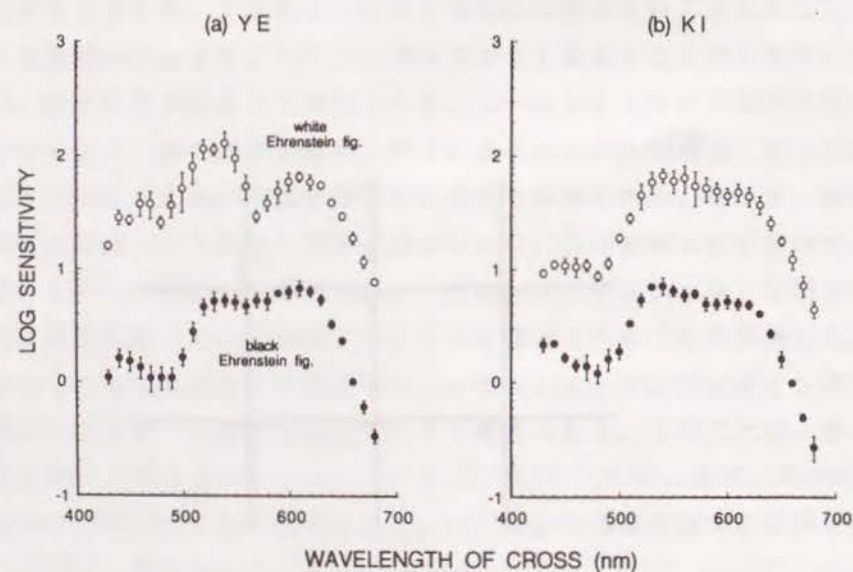


図 3・4・3 ネオン・カラー効果知覚閾の分光感度曲線  
白エーレンシュタイン図形と黒エーレンシュタイン図形

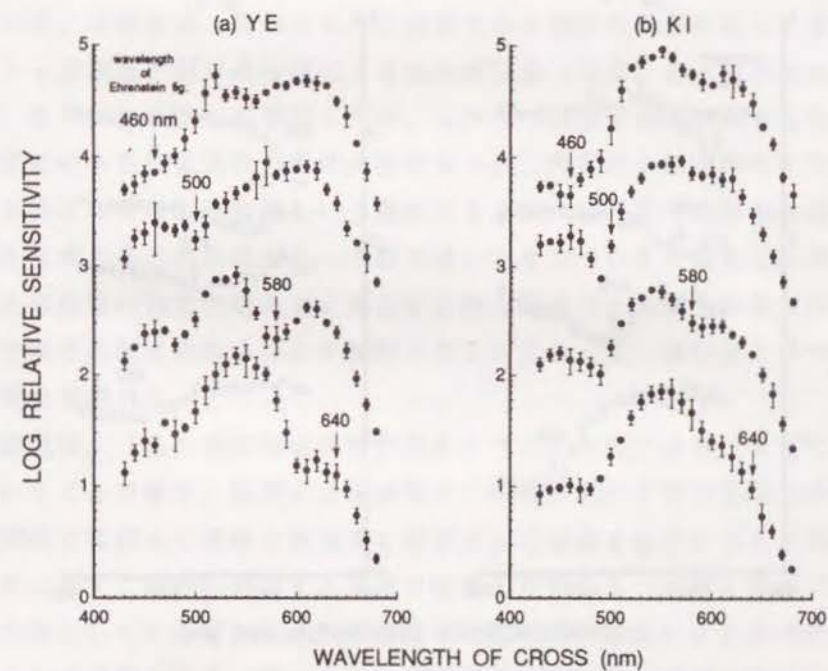


図 3・4・4 ネオン・カラー効果知覚閾の分光感度曲線  
単色光エーレンシュタイン図形



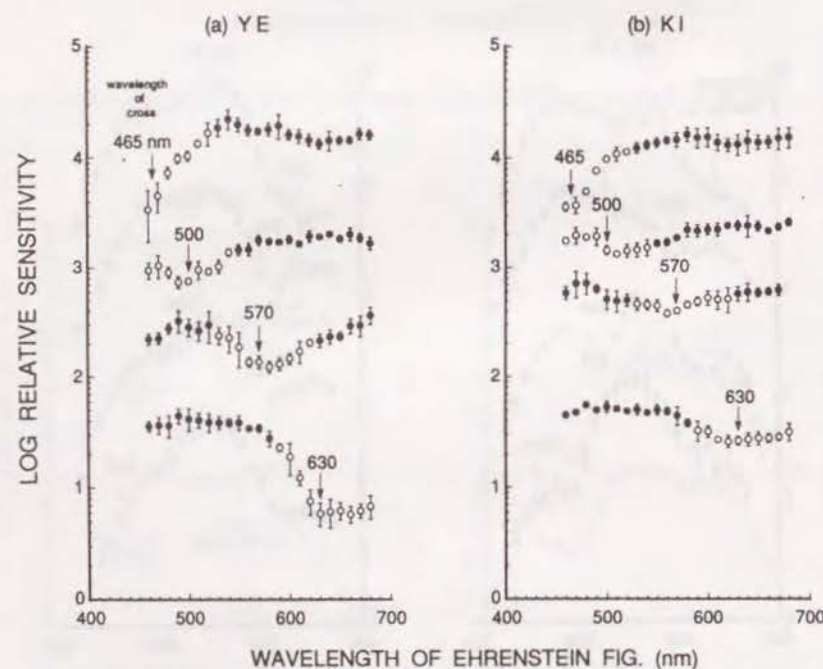


図 3・4・5 等輝度エーレンシュタイン図形条件での、ネオン・カラー効果知覚閾の分光感度曲線  
単色光エーレンシュタイン図形

## 5 節 色の形の知覚

4 節で述べられた仮説は、色の形態が形としての知覚的明晰さをもつかどうかは、空間的に広がる反対色系の活動が明るさ系によるコントラスト信号で制限されるという 2 つの活動の協同作用に依存するというものであった。ネオン・カラー効果で見られるこのような明るさ成分と色成分の相互作用は、様々な刺激手がかりが現前の対象の表面が持つ性質に対応して機能的にまとめられ、色・明るさ・肌理・コントラストといった対象の表面の様々な特徴の間に完全な共時態（共時相、synchrony）が維持されることによって知覚の対象が一体化されるという知覚過程を現している。この意味で、ネオン・カラー効果が心理学的研究のなかでは、van Tuijl と Leeuwenberg (1979) のようにパターンの解釈の効率性という認知的枠組みの中で考えられてきたことは自然なことと思われる。本章では、体制化された構造として視野の分節が成立する過程で色の果たす役割を、図一地布置による色残像現象（2 節）と主観的輪郭線知覚（3 節）を手がかりとして検討したが、これらの現象で共通に見られる特徴が、飽和度という色知覚属性への依存性であった。特定の知覚構造の中で経験される色を考える時に、飽和度という属性が色と形の相互依存性の色次元での表現であると考えることが出来る。本節では、ネオン・カラー効果の結果から導かれた色の形態の知覚的明晰さを決定する明るさ成分と色成分の相互作用が、色次元ではどの様に現れるのかを検討することによって、飽和度という知覚次元の意味を考察する。

仮説は、「色の空間的広がりが明るさコントラスト信号によって妨害される」ということであり、視野の分節過程で、明るさ系から発する活動が反対色系の空間的に広がった活動と拮抗する防壁として機能するというものである。広がる色に対する防壁に対応する過程は拮抗的性質をもつと考えると、色の形態のもつ形としての明晰さは、反対色系と明るさ系の拮抗による差信号と関係づけることが可能となる。従って、この過程の色次元での表現は次式で表される。

$$D = [ \{ (r - g) / l_c \}^2 + \{ (y - b) / l_c \}^2 ]^{1/2}$$



ここで、 $(r-g)$ と $(y-b)$ はそれぞれ赤-緑反対色過程、黄-青反対色過程からの色信号であり、 $l_0$ は明るさ系からの輝度コントラスト信号である。 $\{(r-g)/l_0\}$ と $\{(y-b)/l_0\}$ は、空間次元で色信号の広がりがある明るさコントラスト信号によって拮抗作用を媒介として妨害されることを表現している。色次元では、 $\{(r-g)/l_0\}$ と $\{(y-b)/l_0\}$ は反対色分光純度関数 (opponent spectral purity function) であり、値Dは色覚正常者の純度関数 (スペクトル単色光に対する飽和度関数) である (Valberg and Tansley, 1977)。上の式は、色の形態の形としての知覚的明晰さが、飽和度関数と関係することを予測する。この予測の妥当性を示すいくつかの研究がある。まず第一に、TansleyとBoynton (1976)、及び、ValbergとTansley (1977)による研究では、色の変化による境界線が最も不明瞭に見えるという知覚的判断で色々な単色光の組合せについて測定すると、結果として得られる曲線は単色光の飽和度関数となる。第二に、第3章3節では、等輝度の色刺激によって生じる主観的輪郭線知覚の閾値は誘導刺激と白背景の飽和度の差に依存することを明らかにした。第三に、Pease (1978)によれば、マッハ・バンド (境界の知覚的強調現象) が見えるのは明るさ変化による境界と飽和度変化による境界の場合であり、色相の変化によって構成される境界ではマッハ・バンドの知覚を起こすことはできない。JacobsonとMacKinnon (1969)は、色の段階変化パターンを用いてマッハ・バンド知覚を測定し、等輝度条件にした時には、色刺激によって知覚されるマッハ・バンドは飽和度の不連続から生じることを明らかにしている。第四に、リーブマン効果については、BoyntonとGreenspon (1972)が、KoffkaとHarrower (1931)の結果に検討を加え、リーブマン効果における図と地の分節の明晰さは飽和度の差によって生じると指摘している。これらの結果は上の式で表現される仮説を支持するものである。以下の実験で測定されたネオン・カラー効果の強さは、さらにこの仮説を支持する。

#### ネオン・カラー効果と飽和度との関係の実験による検討

図3・5・1は実験で用いた刺激配置である。線の長さとは幅はそれぞれ視角3.2分と1.6分であり、エーレンシュタイン図形の隙間 (色の十字の長さ) は視角1.6分である。エーレンシュタイン図形は単色光で網膜照度は50 t d

に固定した。色の十字も単色光である。比較刺激として同じ大きさの色の十字を隙間にはめ込まずに提示した。背景は暗黒である。2チャンネル・マックスウェル視光学系によって刺激を提示した。1チャンネルはエーレンシュタイン図形を、1チャンネルは単色光十字を提示した。被験者は3名、いずれも色覚正常者である。エーレンシュタイン図形と十字の様々な色の組合せに対して、ネオン・カラー効果の強さを測定した。エーレンシュタイン図形と十字の色を、独立に460 nmから680 nmまで20 nm間隔で変え、全部で144 (12 × 12) の波長の組合せのそれぞれについて、被験者は、ネオン・カラー効果の強さを4つのカテゴリーからなる尺度上で評定した。4つのカテゴリーは、「みえない」、「弱い」、「中くらい」、「強い」である。エーレンシュタイン図形の網膜照度を50 t dに固定し、被験者は色の十字の光強度を変化させてネオン・カラー効果が最もよく見える強度に設定し、効果の強さを評定した。この評定は被験者にとってそれほど困難ではない。特に、同じ光強度、大きさ、色の比較刺激が提示されるので光の散乱との区別をつけることが出来た。144の波長の組合せはランダムに提示され、各条件5回評定を行った。

評定に用いられた4つのカテゴリーの間隔は心理学的には等しくないで、系列カテゴリー法 (Guilford, 1954) によって心理学的連続体上で各カテゴリーを表す値を評価した。これによって得られる参照値から、次の手続きによって刺激に対する間隔尺度測度を構成した。各波長の組合せに対する15の判断 (5回 × 3名) から、ある組合せに対して全ての判断があるカテゴリー内とそのカテゴリー以下にはいる比率を求め、各波長組合せに対する判断の度数分布はある間隔尺度上で正規分布と仮定して、各組合せに対し平均を求めた。線形変換により、全ての平均を1つの尺度上に変換した。4つのカテゴリーの評価値は、「見えない」が0、「弱い」が0.98、「中くらい」が1.82、「強い」が3.0であった。これに基づき、刺激に対して間隔尺度測定値を導出した。図3・5・2には、全ての波長の組合せに対するネオン・カラー効果の強さを心理学的に等間隔の尺度上で示してある。黒丸の大きさが効果の強さを表している。図の上の数値は十字の各波長の強さの平均値 (12条件の値の平均) で、図の右の数値はエーレンシュタイン図形の各波長の強さの平均値 (12条件の値の平均) である。図から、エーレンシュタイン図形と十字の波長の



組合せによってネオン・カラー効果の強さが異なることが明かである。強い効果は、エーレンシュタイン図形の波長がスペクトルの中波長（500-580 nm）で、十字が短波長（480 nm以下）か長波長（620 nm以上）の組合せである。従って、スペクトルの2つの領域、短波長・長波長と中波長のネオン・カラー効果の生起に対する影響の仕方が異なるように思われる。短波長光、長波長光は、中波長光に比べて純度の高い色であるので、上の結果は飽和度関数との関連を示唆する。このことをもっとはっきり示したのが図3・5・3である。黒丸は十字の各波長のネオン・カラー効果の強さの平均値（図3・5・2の上にした平均値）を波長の関数として表示し、同様に、白丸はエーレンシュタイン図形の各波長のネオン・カラー効果の強さの平均値（図3・5・2の右にした平均値）を波長の関数として表示している。図中の実線と破線は、それぞれ色覚正常者と第3色覚異常者の純度（飽和度）関数である。黒丸のデータは飽和度関数とよく一致する。このことは、ネオン・カラー効果の強さと十字の色の飽和度には正の相関があることを意味する。他方、白丸のデータは水平線に関して飽和度曲線と線対称である。このことは、ネオン・カラー効果の強さとエーレンシュタイン図形の色の飽和度には負の相関があることを意味する。従って、ネオン・カラー効果の強さは十字とエーレンシュタイン図形の色の飽和度の差に関係付けられる。

視野の分節、図と地の分化、まとまりの形成といった、知覚の体制化の基本的な過程は、空間解像度が優れ輪郭の抽出に有利な明るさ系と空間解像度は劣るが色情報をもつ反対色系の相互補完的な相互作用によって理解される。色系は空間の表象では不利な特性を持っているが、空間表象を明るさ系に依存することによって、統一的な対象知覚がつけられる。色の充填過程が明るさコントラスト信号によって妨害されるという機構は、様々な現象の理解を助ける。第一に、色は形をもつ知覚対象の質料（material）であるという、我々の知覚的印象を裏付ける。色は輝度コントラスト信号によってその広がりやが妨害されることによって、空間性が与えられる。この時、色は形にいわば”張り付けられる”ことになる。第二に、Katz(1935)が明らかにした、空間定位をもつ表面色、空間定位を持たない面色という色の現れ方が、視野の2つの領域の境界輝度勾配に依存するというのも、このような機構によって理解することが出来る。

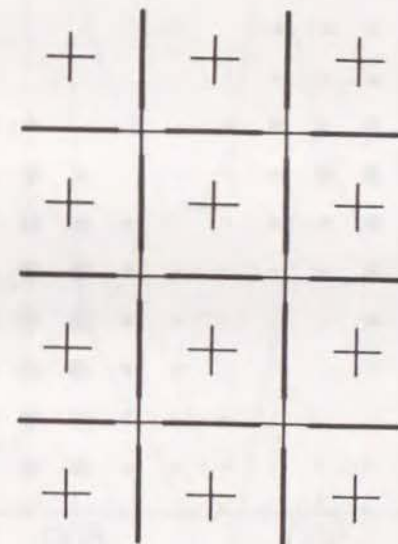


図3・5・1 ネオン・カラー効果の強さの評定に用いた刺激布置



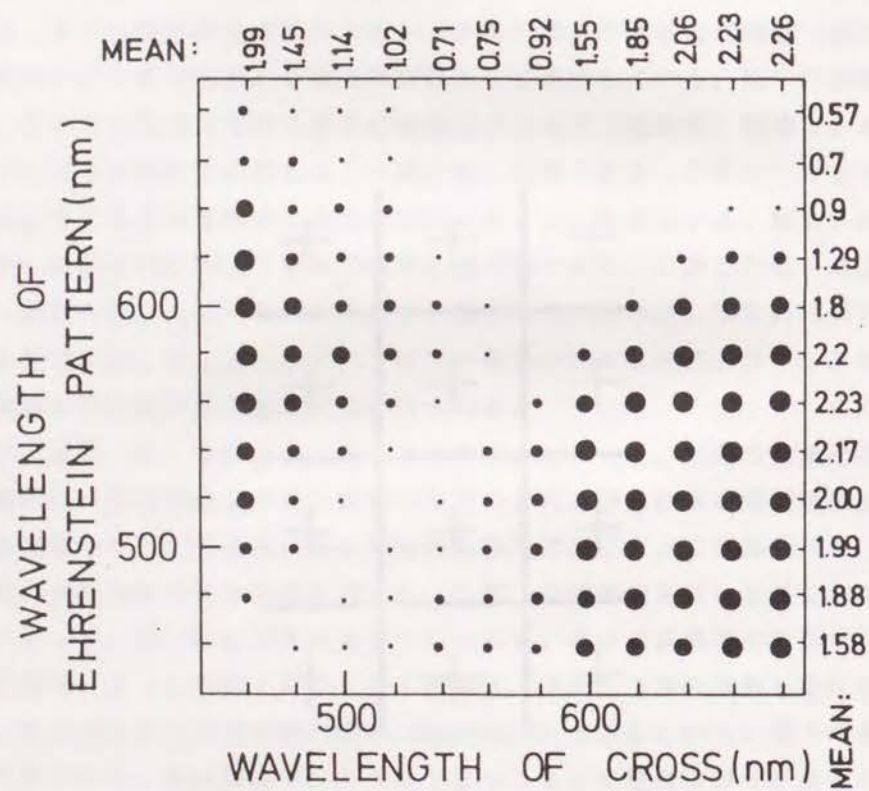


図 3・5・2 114条件でのネオン・カラー効果の強さの評定結果

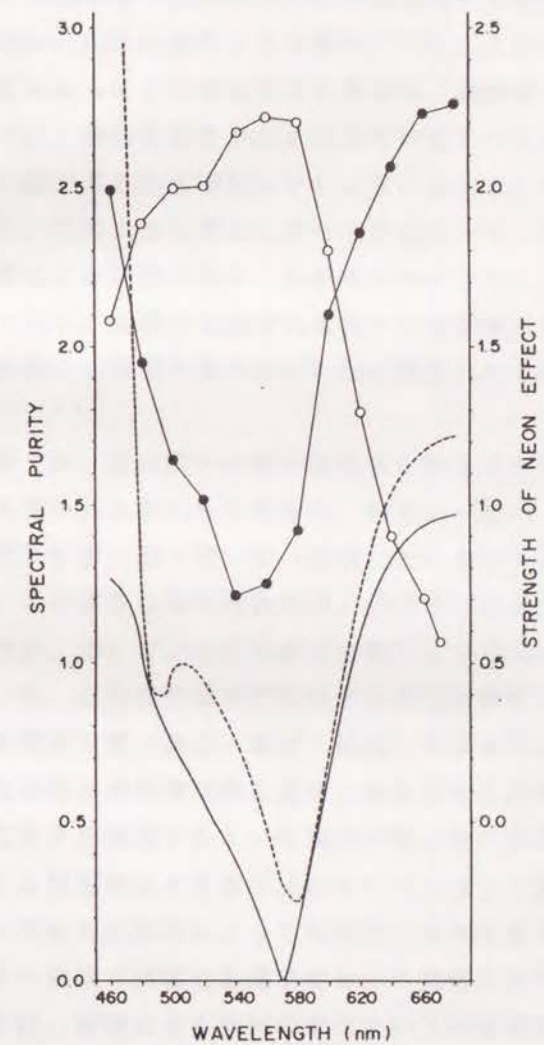


図 3・5・3 ネオン・カラー効果の強さと飽和度との関係



#### 第4章 結 言

本研究は、色と形態の認知を成立させる心理的過程が如何なるものであるかを精神物理学的方法に基づいて検討したものである。

視知覚は、或る事物の持つ多くの特徴を同時に次々と把握することを可能にするという点で他のいかなる感覚よりも優れている。この視知覚を成立せしめる心理的過程を捉えようとする時直面する困難は、視知覚のもつ客体化という特徴である。我々は、事物を在るがままに見ているという素朴な印象を持っているが、「我々の眼で見るから事物はそのように見える」という認識が知覚研究の出発点である。このような観点に立つことによって、始めて、知覚が積極的に構成し、組織化する過程であることが明らかになる。これが精神物理学の基本となる考えであり、刺激の物理学的属性と知覚印象の対応関係を実験によって捉え、それを基に、知覚的秩序がどの様に構成されていくのかを明らかにする。

本研究の第1章では、色の質の知覚の過程をこのような精神物理学的方法により検討した。知覚される色のもつ秩序は、明るい—暗い（明るさ）、有彩色—無彩色（飽和度）と赤—緑・黄—青（色相）という3つの次元で構成される。第1章の目的は、このような知覚的次元が、外界のどのような（物理的）事象を表象しているのか、そして、それらがどの様にして構成されるのかを明らかにすることであった。色知覚の基本的特性である反対色性に立脚して、色の3属性の特徴を、物理的変数（波長・強度・純度）を媒介として明らかにした。その結果、反対色過程が色知覚現象の基本となる符号化過程であるだけでなく、積極的に知覚世界を構成するという側面が明らかにされた。1節では、明るさと色相に関する知覚現象であるベゾルト・ブリュッケ効果を検討し、反対色過程が、外界の明るさの変化によって引き起こされる光受容器の反応の変化に対応して、最大の効率で情報を伝達するという意味をもっていることを明らかにした。2節では、面積による色相の変化という知覚現象を検討し、反対色過程は、受容器の網膜上での空間的配置の制約を補うように、空間解像度を向上するという意味をもっていることを明かにした。3節では、色相と飽和度に関する知覚現象であるアプニー効果を検討し、反対色過程により、1次元的連



続体である波長に対応して表象される色相は、色環という形で表現される秩序として構成されることを明らかにした。

このような反対色過程の持つ多角的意味は、反対色過程の機能の複雑さとして現れるので、第2章では、反対色過程の機能を更に検討した。1節では反対色過程の非線形性、空間特性を検討し、S錐体がL、M錐体に比べて特異的な反応特性をもつことの知覚的意味を明らかにすると共に、黄-青反対色系と赤-緑反対色系の機能の違いを明かにした。これは、知覚過程における両系の役割の違いを意味する。S錐体の特異性については、最近、遺伝学・系統発生的見地から関心を呼んでおり、その意味でも興味深い。2節では、明るさ順応状態が変化した時に人間の感度というものがどのような機構で決まるかを、増分感度特性を検討することによって明らかにした。ここで示された赤-緑反対色過程の分光感度の変化という概念は、従来の、明るさ・形は明るさ系で、色は色系で媒介されるという単純な図式では色・形の知覚過程は捉えられないことを意味している。

以上の色知覚の検討を踏まえ、第3章では、反対色過程が形態の知覚に果たす役割を検討した。1節では、「ある条件で特定の領域はどのように色づくのか」という問題を、図一地布置の色刺激への順応によって引き起こされる色残像の2相性（正・負残像）を手がかりとして検討した。仮説として示した、反対色系の空間的相互作用は、生理学的にも同定されているが、拮抗という比較的単純な機構の積み重なる階層構造によって複雑な知覚現象が起こるということを示した。2節では、形の把握に重要な輪郭線の知覚について、主観的輪郭線知覚現象を手がかりとして検討した。刺激の幾何学的布置、順応状態に応じて明るさ系・反対色系を含む多重の機構が相互補完的に機能していることを明らかにしたが、これは、我々が、刺激事態に即応して、多様な手がかりを利用することによって対象の形を確実に把握できることを意味している。4節および5節では、「視野の異なる部分の色の差は、どのようにして分節された領域をつくるのか」という問題を、ネオン・カラー効果という現象を手がかりとして検討した。仮説として示した、空間解像度が優れ輪郭の抽出に有利な明るさ系と空間解像度は劣るが色情報をもつ反対色系の相互補完的な相互作用の概念は、色が空間性を与えられ、色・明るさをもった形として対象を認識する基本となる

過程であると考えられる。

本研究が立脚する研究方法は、複雑な人間の視知覚・認識過程を視覚系の階層的な構造と対応づけながら明らかにしようとするものである。このような方法は、特に現象論的立場から見れば、一見要素主義的にみえる方法ではあるが、知覚の構成的・産出的側面を実体的に捉えることは、一つ一つの過程の持つ意味を確実にすることによってのみ可能と考える。本研究で明らかにされた知覚過程のもつ範疇的・符号的構造は、色と形の知覚という知覚の一つの側面であり比較的単純と思われる知覚過程についてのものではあるが、認識の基本的原理を反映していると考えられる。



## 謝辞

本研究を遂行するに当たって、京都大学文学研究科教授・平野俊二先生、並びに京都大学人間・環境学研究科教授・江島義道先生には、多くの御指導・御鞭撻を戴きましたことを心から感謝致します。また、京都工芸繊維大学教授・秋田宗平先生には、実験装置の使用を快く許可して戴くと共に、助言と励ましを戴きましたことを感謝致します。

## 文 献

- Abney, W.de W. (1910). On the change in hue of spectrum colours by dilution with white light. *Proceeding of Royal Society of London A*, 83, 120-127.
- Alexander, K.R. and Kelly, S.A. (1984). The influence of of cones on rod saturation with flashed backgrounds. *Vision Research*, 24, 507-511.
- Alpern, M. (1965). Rod-cone independence in the after-flash effect. *Journal of Physiology*, 176, 462-472.
- Alpern, M. and Torii, S. (1968). The luminosity curve of the protanomalous fovea. *Journal of General Psychology*, 52, 717-737.
- Alpern, M., Lee, G.B., Maaseidvaag, F. and Miller, S.S. (1971). 'Colour vision in blue-cone' monochromacy'. *Journal of Physiology*, 212, 211-233.
- Akita, M. and Graham, C.H. (1966) Maintaining an absolute test hue in the presence of different background colors and luminance ratios. *Vision Research*, 6, 315-323.
- Akita, M., Takahashi, S. and Ejima, Y. (1985). Red-green opponency in the detection and the perceptual hue cancellation. *Vision Research*, 25, 1129-1135.
- Anstis, S., Rogers, B. and Henry, J. (1978). Interactions between simultaneous contrast and coloured afterimages. *Vision Research*, 18, 899-911.
- Aubert, H. (1862). Untersuchungen über subjective Faiben. *Pogg. Ann.*, 116, 249-279.
- Augenstein, E.J. and Pugh, E.N.Jr. (1977). The dynamics of the colour mechanism: Further evidence for two sites of adaptation. *Journal of Physiology*, 272, 247-281.
- Baker, H.D. (1966). Single-variable anomaloscope matches during recovery from artificial red-blindness. *Journal of the Optical Society of America*, 56, 686-689.
- Barlow, H.B. (1957). Increment thresholds at low intensities considered as signal/noise discriminations. *Journal of Physiology*, 259, 737-757.
- Barlow, H.B. and Levick, W.R. (1976). Threshold setting by the surround of cat retinal ganglion cells. *Journal of Physiology*, 259, 737-757.
- Barlow, H.B. and Spparrock, J.M.B. (1964). The role of afterimages in dark adaptation. *Science*, N.Y. 114, 1309-1314.
- Barris, M.C. and Frumkes, T.E. (1978). Rod-cone interaction in human scotopic vision. IV. Cones stimulated by contrast flashes influence rod threshold. *Vision Research*, 18, 801-808.
- Bedford, R.E. and Wyszecki, G. (1958). Wavelength discrimination for point sources. *Journal of the Optical Society of America*, 48, 129-135.



- Benimoff, N.I., Schneider, S. and Hood, D.C. (1982). Interactions between rod and cone channels above threshold: a test of various models. *Vision Research*, 22, 1133-1140.
- Bone, R.A. and Sparrock, J.M.B. (1971). Comparison of macular pigment densities in human eyes. *Vision Research*, 11, 1057-1064.
- Bowmaker, J.K. and Dartnall, H.J.A. (1980). Visual pigments of rods and cones in a human retina. *Journal of Physiology*, 298, 501-511.
- Boynton, R.M. and Gordon, J. (1965). Bezold-Brücke hue shift measured by color-naming technique. *Journal of the Optical Society of America*, 55, 78-86.
- Boynton, R.M. and Greenspon, T.S. (1972). The distinctness of borders formed between equally saturated, psychologically unique fields. *Vision Research*, 12, 495-507.
- Boynton, R.M. and Whitten, D.N. (1970). Visual adaptation in monkey cones: recordings of late receptor potentials. *Science*, N.Y., 170, 1423-1426.
- Boynton, R.M. and Whitten, D.N. (1972). Selective chromatic adaptation in primate photoreceptors. *Vision Research*, 12, 855-874.
- Boynton, R.M., Eskew, R.T. Jr and Olson C.X. (1985). Blue cones contribute to border distinctness. *Vision Research*, 25, 1349-1352.
- Brindley, G.S. (1954). The summation areas of human colour-receptive mechanisms at increment threshold. *Journal of Physiology*, 124, 400-408.
- Brücke, E. (1951). Untersuchungen über die Sinnesthaltigkeiten der Netzhaut. *Pogg. Ann.*, 84, 418-448.
- Buchsbaum, G. and Goldstein, J.L. (1979). Optimum probabilistic processing in colour perception. II. Colour vision as template matching. *Proceeding of Royal Society of London B*, 205, 249-266.
- Buchsbaum, G. and Gottschalk, A. (1983). Trichromacy, opponent colours coding and optimum colour information transmission in the retina. *Proceeding of Royal Society of London B*, 220, 89-113.
- Buck, S.L. (1985). Cone-rod interaction over time and space. *Vision Research*, 25, 907-916.
- Buck, S.L. and Makous, W. (1981). Roc-cone interaction on large and small backgrounds. *Vision Research*, 21, 1181-1187.
- Burkhardt, D.A. and Hassin, G. (1983). Quantitative relations between color-opponent response of horizontal cells and action spectra of cones. *Journal of Neurophysiology*, 49, 961-975.
- Burns, S.A., Elsner, A.E., Pokorny, J. and Smith, V.C.

- (1979). Null coordinates for the opponent color channels. *Journal of the Optical Society of America*, 69, 1406(A).
- Burns, S.A., Elsner, A.E., Pokorny, J. and Smith, V.C. (1984). The Abney effect: chromaticity coordinates of unique and other constant hues. *Vision Research*, 24, 479-489.
- Buss, C.M., Hayhoe, M.M. and Stromeyer, C.F. III. (1982). Lateral interactions in the control of visual sensitivity. *Vision Research*, 22, 693-709.
- Cicerone, C.M., Krantz, D.H. and Larimer, J. (1975). Opponent-process additivity. III. Effect of moderate chromatic adaptation. *Vision Research*, 15, 1125-1135.
- Cohen, J.D. (1975). Temporal independence of the Bezold-Brücke hue shift. *Vision Research*, 15, 341-351.
- Coren, S. (1972). Subjective contours and apparent depth. *Psychological Review*, 79, 359-367.
- Coren, S. and Keith, B. (1970). Bezold-Brücke effect: Pigment or neural locus? *Journal of the Optical Society of America* 60, 559-562.
- Coren, S. and Theodor, L.H. (1977). Neural interactions and subjective contours. *Perception*, 6, 107-111.
- Cornsweet, T.N. (1962). The staircase-method in psychophysics. *American Journal of Psychology*, 75, 485-491.
- Creutzfeld, O.D., Lee, B.B. and Elepfandt, A. (1979). A quantitative study of chromatic organization and receptive fields of cells in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Experimental Brain Research*, 35, 527-545.
- Dain, S.J. and King-Smith, P.E. (1981). Visual thresholds in dichromats and normals: importance of post-receptoral processes. *Vision Research*, 21, 573-580.
- Day, R.H. (1983). Neon color spreading, partially delineated borders, and the formation of illusory contours. *Perception and Psychophysics*, 34, 488-490.
- Day, R.H. (1987). Cues for edge and the origin of illusory contours: An alternative approach. In *The Perception of Illusory Contours* (Edited by Petry, S. and Meyer, G.E.). Springer-Verlag.
- Day, R.H. and Jory, M.K. (1980). A note on a second stage in the formation of illusory contours. *Perception & Psychophysics*, 27, 89-91.
- de Monasterio, F.M. (1978a). Properties of concentrically organized X and Y ganglion cells of Macaque retina. *Journal of Neurophysiology*, 41, 1394-1417.
- de Monasterio, F.M. (1978b). Center and surround mechanisms of opponent-color X and Y ganglion cells of retina of Macaques. *Journal of Neurophysiology*, 41, 1418-1434.
- de Monasterio, F.M. (1979). Signal from blue cones in



- red-green ' opponent-color ganglion cells of the macaque retina. *Vision Research*, 19, 441-449.
- de Monasterio, F.M. and Gouras, P. (1975). Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *Journal of Physiology*, 251, 167-195.
- de Monasterio, F.M. and Gouras, P. (1977). Responses of macaque ganglion cells to far violet lights. *Vision Research*, 17, 1147-1156.
- de Vries, Hl. (1943). The quantum character of light and its bearing upon threshold of vision, the differential sensitivity and visual acuity of the eye. *Physica*, 10, 553-564.
- de Weert, C.M.M. and van Kruysbergen, N.A.W.H. (1987). Subjective contour strength and perceptual superimposition: Transparency as a special case. In *The Perception of Illusory Contours* (Edited by Petry, S. and Meyer, G.E.). Springer-Verlag.
- DeYoe, E.A. and Van Essen, D.C. (1988). Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends in Neuroscience*, 11, 219-226.
- Djamgoz, M.B.A. (1984). Electrophysiological characterization of the spectral sensitivities of horizontal cells in cyprinid fish retina. *Vision Research*, 24, 1677-1687.
- Dresp, B. and Bonnet, C. (1991). Psychophysical evidence for low-level processing of illusory contours and surfaces in the Kanizsa square. *Vision Research*, 31, 1813-1817.
- Drum, B. (1982). Summation of rod and cone responses at absolute threshold. *Vision Research*, 22, 823-826.
- Drum, B. (1983). Short-wavelength cones contribute to achromatic sensitivity. *Vision Research*, 23, 1433-1439.
- Ebbinghaus, H. (1902). *Grundzüge der psychologie*, Vol.1 p.239, von Veit, Leipzig.
- Ehrenstein, W. (1941). Über Abwandlungen der Hermannschen Helligkeitserscheinung. *Z. Psychol.*, 150, 83-91.
- Ejima, Y. and Takahashi, S. (1984). Bezold-Brücke hue shift and nonlinearity in the opponent-color process. *Vision Research*, 24, 1897-1904.
- Ejima, Y. and Takahashi, S. (1986). Spatial and chromatic antagonism between the long- and middle-wavelength cones in the detection of long-wavelength flashes. *Vision Research*, 26, 1995-2000.
- Elzinga, C.H. and de Weert, Ch.M.M. (1984). Nonlinear codes for the yellow/blue mechanism. *Vision Research*, 24, 911-922.
- Enroth-Cugell, C. and Lennie, P. (1975). The control of retinal ganglion cell discharge by receptive field surrounds. *Journal of Physiology*, 247, 551-578.
- Enroth-cugell, C. and Robson, J.G. (1966). The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *Journal of Physiology*, 187, 517-552.
- Ferree, C.E. and Rand, G. (1912). Colored after-image and contrast sensation from stimuli in which no color is sensed. *Psychological review*, 19, 195-239.
- Ferree, C.E. and Rand, G. (1932). A method of greatly increasing sensitivity to color contrast. *Journal of General Psychology*, 7, 466-472.
- Ferree, C.E. and Rand, G. (1933). Color contrast of the second order. *Journal of general Psychology*, 9, 450-452.
- Finkel, L.H. and Edelman, G.M. (1989). Integration of distributed cortical systems by reentry: A computer simulation of interactive functionally segregated visual areas. *The Journal of Neuroscience*, 9, 3188-3208.
- Finkelstein, M.A. and Hood, D.C. (1982). Opponent-color cells can influence detection of small, brief lights. *Vision Research*, 22, 89-95.
- Finkelstein, M.A. and Hood, D.C. (1984). Detection and discrimination of small, brief lights: Variable tuning of opponent channels. *Vision Research*, 24, 175-181.
- Foster, D.H. (1976). Rod-cone interaction in the after-flash effect. *Vision Research*, 16, 393-396.
- Foster, D.H. and Snelgar, R.S. (1983). Test and field spectral sensitivities of colour mechanisms obtained on small white background: action of unitary opponent-colour processes? *Vision Research*, 23, 787-797.
- Frisby, J.P. and Clatworthy, J.L. (1975). Illusory contours: Curious cases of simultaneous brightness contrast? *Perception*, 4, 349-357.
- Geisler, W.S. (1978). Adaptation, afterimages and cone saturation. *Vision Research*, 18, 279-289.
- Geisler, W.S. (1981). Effects of bleaching and backgrounds on the flash response of the cone system. *Journal of Physiology*, 312, 413-434.
- Geisler, W.S. (1983). Mechanisms of visual sensitivity: backgrounds and early dark adaptation. *Vision Research*, 23, 1423-1432.
- Gerrits, H.J.M. and Vendrik, A.J.H. (1970). Simultaneous contrast, filling-in process and information processing in man's visual system. *Experimental Brain Research*, 11, 411-430.
- Gouras, P. (1968). Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells. *Journal of Physiology*, 199, 537-547.
- Gouras, P. (1985a). Colour coding in the primate retinogeniculate system. In *Central and Peripheral Mechanisms of Colour Vision* (Ed. Ottoson, D. and Zeki,



- S. ), Macmillan, New York.
- Gouras, P. (1985b). Parallel processing of colour contrast detectors in visual cortex. In *Models of the Visual Cortex* (Eds. Rose, D. and Dobson, V. ) Wiley, New York.
- Gouras, P. and Zrenner, E. (1981). Color coding in primate retina. *Vision Research*, 21, 1591-1598.
- Gouras, P. and Zrenner, E. (1983). Transient and steady-state responses of ganglion cells mediating the signals of short-wave sensitive cones. In *Colour Vision* (Eds. Mollon, J.D. and Sharpe, L.T.), Academic Press, New York.
- Green, D.G. (1968). The contrast sensitivity of the colour mechanisms of the human eye. *Journal of Physiology*, 196, 415-429.
- Gregory, R.L. (1977). Vision with isoluminant colour contrast: 1. A projection technique and observations. *Perception*, 6, 113-119.
- Grossberg, S. and Mingolla, E. (1985a) Neural dynamics of perceptual grouping: Textures, boundaries, and emergent segmentations. *Perception and Psychophysics*, 38, 141-171.
- Grossberg, S. and Mingolla, E. (1985b) Neural dynamics of form perception: boundary completion, illusory figures, and neon color spreading. *Psychological Review*, 92, 173-211.
- Guilford, J.P. (1954). *Psychometric Methods*. McGraw-Hill, New York.
- Guth, S.L., Massof, R.W. and Benzschawel, T. (1980). Vector model for normal and dichromatic vision. *Journal of the Optical Society of America*, 70, 197-212.
- Guth, S.L., Hovis, J. and Lake-Downs, L. (1984). Interactions between chromatic mechanisms. *ARVO* 1984, p. 163.
- Hayhoe, M.M. (1979a). Lateral interactions in human cone dark adaptation. *Journal of Physiology*, 296, 125-140.
- Hayhoe, M.M. (1979b). After-effects of small adapting fields. *Journal of Physiology*, 296, 141-158.
- Hering, E. (1878). *Outlines of a Theory of the Light Sense*. ( Trans. Hurvich, L.M. and Jameson, D. ), Harvard University Press.
- Hood, D.C. and Finkelstein, M.A. (1983). A case of the revision of textbook models of color vision: the detection and appearance of small brief lights. In *Colour Vision* (Eds. Mollon, J.D. and Sharpe, L.T.), Academic Press, New York.
- Hood, D.C., Ilves, T., Maurer, E., Wandell, B.S. and Buckingham, E. (1978). Human cone saturation as a function of ambient intensity: a test of models of shifts in the dynamic range. *Vision Research*, 18, 983-

- 993.
- Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1960). Receptive fields of optic nerve fibers in the spider monkey. *Journal of Physiology*, 154, 572-580.
- Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas ( 18 and 19) of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 28, 229-289.
- Hurvich, L.M. and Jameson, D. (1951a). A psychological study of white. I. Neutral adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, 41, 521-527.
- Hurvich, L.M. and Jameson, D. (1951b). A psychological study of white. III. Adaptation as variant. *Journal of the Optical Society of America*, 41, 787-801.
- Hurvich, L.M. and Jameson, D. (1955). Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. II. Brightness, saturation and hue in normal and dichromatic vision. *Journal of the Optical Society of America*, 45, 602-616.
- Hurvich, L.M. and Jameson, D. (1957). An opponent-process theory of color vision. *Psychological Review*, 64, 384-402.
- Ikeda, M. and Ayama, M. (1980). Additivity of opponent chromatic valence. *Vision Research*, 20, 995-999.
- Ikeda, M. and Urakubo, M. (1969). Rod-cone interrelation. *Journal of the Optical Society of America*, 59, 217-222.
- Ingling, C.R.Jr (1977). The spectral sensitivity of the opponent-color channels. *Vision Research*, 17, 1083-1089.
- Ingling, C.R.Jr and Drum, B.A. (1973). Retinal receptive fields: correlations between psychophysics and neurophysiology. *Vision Research*, 13, 1151-1163.
- Ingling, C.R.Jr. and Martinez-Uriegas, E. (1983). The relationship between spectral sensitivity and spatial sensitivity for the primate r-g x-channel. *Vision Research*, 23, 1495-1500.
- Ingling, C.R.Jr. and Martinez-Uriegas, E. (1985). The spatiotemporal properties of the r-g X-cell channel. *Vision Research*, 25, 33-38.
- Ingling, C.R.Jr. and Tsou, B. H. (1977). Orthogonal combination of the three visual channels. *Vision Research*, 17, 1075-1082.
- Ingling, C.R.Jr, Scheibner, H.M.O. and Boynton, R.M. (1970). Color naming of small foveal fields. *Vision Research*, 10, 501-511.
- Jacobs, G.H. and Gaylord, H.A. (1967). Effects of chromatic adaptation on color naming. *Vision Research*, 7, 645-653.
- Jacobson, J.Z. and MacKinnon, G.E. (1969). Coloured Mach bands. *Canadian Journal of Psychology*, 23, 56-65.
- Jameson, D. and Hurvich, L.M. (1955). Some quantitative



- aspects of an opponent-colors theory. I. Chromatic responses and spectral saturation. *Journal of the Optical Society of America*, 45, 546-552.
- Judd, D.B. (1951a). Basic Correlates of the visual stimulus. In *Handbook of Experimental Psychology* (Ed. Stevens, S.S.), Wiley, New York.
- Judd, D.B. (1951b). Report of U.S. secretariat committee on colorimetry and artificial daylight. CIE Proceedings Vol.1, Part 7. Paris, Bureau Central de la CIE.
- Jung, R. (1978). Einführung in die Sehphysiologie. In *Physiologie des Menschen* (Edited by Gauer, O.H., Kramer, K. and Jung, R.), Vol. 13, 1-140, Urban und Schwarzenberg, München.
- Kaiser, P.K., Herzberg, P.A. and Boynton, R.M. (1971). Chromatic border distinctness and its relation to saturation. *Vision Research*, 11, 953-968.
- Kanizsa, G. (1979). *Organization in Vision*, Praeger, New York.
- Katz, D. (1935). *The World of Color*. Kegan Paul, London.
- Kelly, D.H. (1973). Lateral inhibition in human colour mechanisms. *Journal of Physiology*, 228, 55-72.
- King-Smith, P.E. and Carden, D. (1976). Luminance and opponent-color contributions to visual detection and adaptation and to temporal and spatial integration. *Journal of the Optical Society of America*, 66, 709-717.
- King-Smith, P.E. and Kranda, K. (1981). Photopic adaptation in the red-green spectral range. *Vision Research*, 21, 565-572.
- King-Smith, P.E. and Wertheimer, M. (1963). Induced colors and colors produced by chromatic illumination may have similar physiological bases. *Perceptual Motor Skills*, 17, 379-382.
- Koffka, K. (1935). *Principles of Gestalt Psychology*. Harcourt, Brace & World, Inc., Canada.
- Koffka, K. and Harrower, M.R. (1931). Colour and Organization. *Psychologische Forschung*, 15, 145-192.
- Kranda, K. and King-Smith, P.E. (1979). Detection of coloured stimuli by independent linear system. *Vision Research*, 19, 733-745.
- Krantz, D.H. (1975). Color measurement and color theory. II. Opponent-colors theory. *Journal of Mathematical Psychology*, 12, 304-327.
- Krauskopf, J., Williams, D.R. and Heeley, D.W. (1982). Cardinal directions of color space. *Vision Research*, 22, 1123-1131.
- Krauskopf, J., Zaidi, Q. and Mandler, M.B. (1986). Mechanisms of simultaneous color induction. *Journal of Optical Society of America*, A, 3, 1752-1757.
- Kruger, J. and Gouras, P. (1980). Spectral selectivity of cells and its dependence of slit length in monkey

- visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 43, 1055-1068.
- Kurtenbach, W., Sternheim, C.E. and Spillmann, L. (1984). Change in hue of spectral colors by dilution with white light (Abney effect). *Journal of the Optical Society of America*, A, 1, 365-372.
- Kuyk, T.K. (1982). Spectral sensitivity of the peripheral retina to large and small stimuli. *Vision Research*, 22, 1293-1297.
- Larimer, J. (1981). Red/green opponent colors equilibria measured on chromatic adapting fields: evidence for gain changes and restoring forces. *Vision Research*, 21, 501-512.
- Larimer, J., Krantz, D.H. and Cicerone, C.M. (1974). Opponent process additivity. I. Red/green equilibria. *Vision Research*, 14, 1127-1140.
- Larimer, J., Krantz, D.H. and Cicerone, C.M. (1975). Opponent process additivity. II. Yellow-blue equilibria and nonlinear models. *Vision Research*, 15, 723-731.
- Lennie, P. (1979). Scotopic increment thresholds in retinal ganglion cells. *Vision Research*, 19, 425-430.
- Levine, M.W. and Frishman, L.J. (1984). Interactions between rod and cone channels: a model that includes inhibition. *Vision Research*, 24, 513-516.
- Liebmann, S. (1927). Über das Verhalten farbiger Formen bei Helligkeitsgleichheit von Figur und Grund. *Psych. Forsch.* 9, 300-353.
- Livingstone, M.S. and Hubel, D.H. (1984). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 4, 309-356.
- Livingstone, M.S. and Hubel, D.H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *The Journal of Neuroscience*, 7, 3416-3468.
- Loomis, J.M. (1978). Complementary afterimages and the unequal adapting effects of steady and flickering light. *Journal of the Optical Society of America*, 68, 411-416.
- Lu, C. and Fender, D.H. (1972). The interaction of color and luminance in stereoscopic vision. *Investigative Ophthalmology*, 11, 482-490.
- MacAdam, D.L. (1942). Visual sensitivities to color differences in daylight. *J. Opt. Soc. Am.*, 32, 247-274.
- Makous, W. and Peeples, D. (1979). Rod-cone interaction: reconciliation with Flamant and Stiles. *Vision Research*, 19, 695-698.
- Michael, C.R. (1978). Color vision mechanisms in monkey striate cortex: dual-opponent cells with concentric receptive fields. *Journal of Neurophysiology*, 41, 572-588.



- Mollon, J.D. (1980). Post-receptoral processes in colour vision. *Nature*, 283, 623-624.
- Mollon, J.D. and Polden, P.G. (1977). Further anomalies on the blue mechanism. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 16, 140.
- Mollon, J.D. and Polden, P.G. (1979). Post-receptoral adaptation. *Vision Research*, 19, 435-440.
- Mullen, K.T. (1987). Spatial influences on colour opponent contributions to pattern detection. *Vision Research*, 27, 829-839.
- Nagy, L.A. (1979). Unique hues are not invariant with brief stimulus durations. *Vision Research*, 19, 1427-1432.
- Nagy, L.A. (1980). Short-flash Bezold-Brucke hue shifts. *Vision Research*, 20, 361-368.
- Nagy, L.A. and Zacks, J.L. (1977). The effects of psychophysical procedure and stimulus duration in the measurement of Bezold-Brucke hue shifts. *Vision Research*, 17, 193-200.
- Normann, R.A. and Perlman, I. (1979). The effects of background illumination on the photoresponses of red and green cones. *Journal of Physiology*, 286, 491-507.
- Paradiso, M.A. and Nakayama, K. (1991). Brightness perception and filling-in. *Vision Research*, 31, 1221-1236.
- Paradiso, M.A., Shimojo, S. and Nakayama, K. (1989). Subjective contours, tilt aftereffects, and visual cortical organization. *Vision Research*, 29, 1205-1213.
- Paulus, W. and Kroger-Paulus, A. (1983). A new concept of retinal colour coding. *Vision Research*, 23, 529-540.
- Pease, P.L. (1978). On color Mach bands. *Vision Research*, 18, 751-755.
- Peterhans, E. and von der Heydt, R. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *The Journal of Neuroscience*, 9, 1749-1763.
- Petry, S., Harbeck, A., Conway, J. and Levey, J. (1983). Stimulus determinants of brightness and distinctness of subjective contours. *Perception & Psychophysics*, 34, 169-174.
- Pokorny, J. and Smith, V.C. (1976). Effect of field size on red-green color mixture equations. *Journal of the Optical Society of America*, 66, 705-708.
- Pokorny, J., Smith, V.C. and Starr, S.J. (1976). Variability of color mixture data. II. The effect of viewing field size on the unit coordinates. *Vision Research*, 16, 1095-1098.
- Priest, I.G. and Brickwedde, F.G. (1938). The minimum perceptible colorimetric purity as a function of dominant wavelength. *Journal of the Optical Society of America*, 28, 133-139.

- Pugh, E.N.Jr and Larimer, J. (1980). Test of the identity of the site of blue/yellow hue cancellation and the site of chromatic antagonism in the L pathway. *Vision Research*, 20, 779-788.
- Pugh, E.N.Jr and Mollon, J.D. (1979). A theory of the L and M color mechanisms of Stiles. *Vision Research*, 19, 293-312.
- Purdy, D.M. (1931). Spectral hue as a function of intensity. *American Journal of Psychology*, 43, 541-559.
- Purkinje, J.E. (1825). *Beobachtungen und versuche zur Physiologie der Sinne*, Vol. 2, p.107, Reimer, Berlin.
- Ramachandran, V.S. (1987). Visual perception of surfaces: A biological theory. In *The Perception of Illusory Contours* (Edited by Petry, S. and Meyer, G.E.). Springer-Verlag.
- Redies, C. and Spillmann, L. (1981). The neon color effect in the Ehrenstein illusion. *Perception*, 10, 667-681.
- Redies, C., Spillmann, L. and Kunz, K. (1984). Colored neon flanks and line gap enhancement. *Vision Research*, 24, 1301-1309.
- Richards, W. and Luria, S.M. (1964). Color-mixture functions at low luminance levels. *Vision Research*, 4, 281-313.
- Rose, A. (1948). The sensitivity performance of the human eye on an absolute scale. *Journal of the Optical Society of America*, 57, 401-406.
- Rushton, W.A.H. (1962). Visual pigments in man. *Scientific American*, 207, 120-132.
- Savoie, R.E. (1973). Bezold-Brucke hue shift. *Perception and Psychophysics*, 3, 306-310.
- Shapley, R. and Enroth-Cugell, C. (1984). Visual adaptation and retina gain controls. In *Progress in Retinal Research* (Eds. Osborne, N.N. and Chader, G.J.), Vol. 3, Chap.9, Pergamon Press, Oxford.
- Shapley, R. and Gordon, J. (1987). The existence of interpolated illusory contours depends on contrast and spatial separation. In *The Perception of Illusory Contours* (Edited by Petry, S. and Meyer, G.E.). Springer-Verlag.
- Shively, F. (1973). A new afterimage (colour contrast afterimage?). *Perception and Psychophysics*, 13, 525-526.
- Smith, V.C. and Pokorny, J. (1972). Spectral sensitivity of color-blind observers and the cone photopigments. *Vision Research*, 12, 2059-2071.
- Smith, V.C., Pokorny, J., Cohen, J. and Peçera, T. (1968). Luminance thresholds for the Bezold-Brucke hue shift. *Perception and Psychophysics*, 3, 306-310.
- Snelgar, R.S., Foster, D.H. and Scase, M.O. (1987). Isolation of opponent-colour mechanisms at increment



threshold. *Vision Research*, 27, 1017-1027.

Sperling, H.G. (1961). Prediction of the relative luminous efficiency from fundamental sensation curves. *Vision Research*, 1, 42-61.

Sperling, H.G. and Harwerth, R.S. (1971). Red-green cone interactions in the increment-threshold spectral sensitivity of primates. *Science*, 172, 180-184.

Sperling, H.G., Viancour, T., Matheny, J. and Meharg, L. (1983). Blue and green increment-thresholds on a sine-wave varying yellow. In *Colour Vision* (Eds. Mollon, J.D. and Sharpe, L.T.), Academic Press, New York.

Spillmann, L. (1975). Perceptual modification of the Ehrenstein illusion. In *Gestalttheorie in der modernen Psychologie*, Seite 210-218.

Stabell, U. and Stabell, B. (1980). Variation in density of macular pigmentation and in short-wave cone sensitivity with eccentricity. *Journal of the Optical Society of America*, 70, 706-711.

Stabell, B. and Stabell, U. (1982). Bezold-Brücke phenomenon of the far peripheral retina. *Vision Research*, 22, 845-849.

Sternheim, C.E. and Boynton, R.M. (1966). Uniqueness of perceived hues investigated with a continuous judgmental technique. *Journal of Experimental Psychology*, 72, 770-776.

Stromeyer, C.F. III. (1983). Spatial sensitization and desensitization with small adapting fields: interactions of signals from different classes of cones. *Vision Research*, 23, 621-639.

Stromeyer, C.F. III. and Hill, T.L. (1983). The cone threshold: spatial interactions of rod and cone adapting signals. *Vision Research*, 23, 713-722.

Stromeyer, C.F. III., Kronauer, R.E. and Madsen, J.C. (1979). Response saturation of short-wavelength cone pathways controlled by color-opponent mechanisms. *Vision Research*, 19, 1025-1040.

Takahashi, S. and Ejima, Y. (1983 a). Chromatic induction as a function of wavelength of inducing stimulus. *Journal of the Optical Society of America*, 73, 190-197.

Takahashi, S. and Ejima, Y. (1983 b). Functional relationship between chromatic induction and luminance of the inducing stimulus. *Journal of the Optical Society of America*, 73, 198-202.

Takahashi, S. and Ejima, Y. (1984). Spatial properties of red-green and yellow-blue perceptual opponent-color response. *Vision Research*, 24, 987-994.

Takahashi, S. and Ejima, Y. (1986). Increment spectral sensitivities for spatial periodic grating patterns: Evidence for variable tuning of the chromatic system. *Vision Research*, 26, 1851-1864.

Takahashi, S. and Ejima, Y. (1987). Effect of surround configuration on increment thresholds of a tiny violet flash. *Vision Research*, 27, 537-546.

Takahashi, S., Ejima, Y. and Akita, M. (1985). Effect of light adaptation on the perceptual red-green and yellow-blue opponent-color responses. *Journal of the Optical Society of America*, A, 2, 705-712.

Tansley B.W. and Boynton, R.M. (1976) A line, not a space, represents visual distinctness of borders formed by different colors. *Science* 191, 954-957.

Tansley, B.W. and Boynton, R.M. (1978). Chromatic border perception: the role of red- and green-sensitive cones. *Vision Research*, 18, 683-697.

Tansley, B.W. and Glushko, R.J. (1978). Spectral sensitivity of long-wavelength-sensitive photoreceptors in dichromats determined by elimination of border percepts. *Vision Research*, 18, 699-706.

Tansley, B.W. and Valberg, A. (1979). Chromatic border distinctness: not an index of hue or saturation differences. *Journal of Optical Society of America*, 69, 113-118.

Tauchi, M., Yang, X. and Kaneko, A. (1984). Depolarizing responses of L-type external horizontal cells in the goldfish retina under intense chromatic background. *Vision Research*, 24, 867-870.

Temme, L.A. and Frumkes, T.E. (1977). Rod-cone interaction in human scotopic vision. III. Rods influence cone increment thresholds. *Vision Research*, 17, 681-685.

Thorell, L.G., De Valois, R.L. and Albrecht D.G. (1984). Spatial mapping of monkey V1 cells with pure color and luminance stimuli. *Vision Research*, 24, 751-769.

Thornton, J.E. and Pugh, E.N. Jr (1983). Relationship of opponent-colours cancellation measures to cone-antagonistic signals deduced from incremental threshold data. In *Colour Vision* (Eds. Mollon, J.D. and Sharpe, L.T.), Academic Press, New York.

Valberg, A. (1971). A method for the precise determination of achromatic colors including white. *Vision Research*, 11, 157-160.

Valberg, A. and Tansley, B.W. (1977). Tritanopic purity-difference function to describe the properties of minimally distinct borders. *Journal of the Optical Society of America*, 67, 1330-1336.

van der Horst, G.J.C. (1969). Fourier analysis and color discrimination. *Journal of the Optical Society of America*, 59, 1670-1676.

van der Horst, G.J.C. and Bouman, M.A. (1969). Spatio-temporal chromaticity discrimination. *Journal of the Optical Society of America*, 59, 1482-1488.



- van Essen, D.C. and Maunsell, J.H.R. (1983) Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. *Trends in Neuroscience*, 6, 370-375.
- van Nes, F.L. and Bouman, M.A. (1967). Spatial modulation transfer in the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, 57, 401-406.
- van Tuijl, H.F.J.M. (1975). A new visual illusion: neonlike color spreading and complementary color induction between subjective contours. *Acta Psychol.*, Amst, 39, 441-445.
- van Tuijl, H.F.J.M. and de Weert, C.M.M. (1979). Sensory conditions for the occurrence of the neon spreading illusion. *Perception*, 8, 211-215.
- van Tuijl, H.F.J.M. and Leeuwenberg, E.L.J. (1979). Neon color spreading and structural information measures. *Perception and Psychophysics*, 25, 269-284.
- Virsu, V. and Lee, B.B. (1983). Light adaptation in cells of macaque lateral geniculate nucleus and its relation to human light adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 50, 864-878.
- von der Heydt, R. and Peterhans, E. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *The Journal of Neuroscience*, 9, 1731-1748.
- von der Heydt, R., Peterhans, E. and Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224, 1260-1262.
- Walraven, P.L. (1961). On the Bezold-Brücke phenomenon. *Journal of the Optical Society of America*, 51, 1113-1116.
- Walraven, P.L. (1974). A closer look at the tritanopic convergence point. *Vision Research*, 14, 1339-1343.
- Wandell, B.A. and Pugh, E.N. Jr (1980a) A field-additive pathway detects brief-duration, long-wavelength incremental flashes. *Vision Research*, 20, 613-624.
- Wandell, B.A. and Pugh, E.N. Jr (1980b) Detection of long-duration, long-wavelength incremental flashes by a chromatically coded pathway. *Vision Research*, 20, 625-636.
- Weale, R.A. (1968). Photochemistry of the human central fovea. *Nature*, 218, 238-240.
- Weitzman, D.O. and Kinney, J.A.S. (1967). Appearance of color for small, brief, spectral stimuli, in the central fovea. *Journal of the Optical Society of America*, 57, 665-670.
- Werner, J.S. and Wooten B.R. (1979). Opponent chromatic mechanisms: Relation to photopigments and hue naming. *Journal of the Optical Society of America*, 69, 422-434.
- Westheimer, G. (1966). The Maxwellian view. *Vision Research*, 6, 669-682.

- Wiesel, T.N. and Hubel, D.H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 29, 1115-1156.
- Williams, D.R., MacLeod, D.I.A., Hayhoe, M.M. (1981a). Foveal tritanopia. *Vision Research*, 21, 1341-1356.
- Williams, D.R., MacLeod, D.I.A. and Hayhoe, M.M. (1981b). Punctate sensitivity of the blue-sensitive mechanism. *Vision Research*, 21, 1357-1375.
- Willmer, E.N. and Wright, W.D. (1945). Colour sensitivity of the fovea centralis. *Nature*, 156, 119-121.
- Wilson, M.H. and Brocklebank, R.W. (1955). Complementary hues of after-images. *Journal of the Optical Society of America*, 45, 293-299.
- Wooten, B.R. and Werner, J.S. (1979). Short-wave cone input to the red-green opponent channels. *Vision Research*, 19, 1053-1054.
- Wright, A.A. (1976). Bezold-Brücke hue shift functions for the pigeon. *Vision Research*, 16, 765-774.
- Wright, W.D. (1946). *Researches on Normal and Defective Colour Vision*, Hery Kimpton, London.
- Wright, W.D. (1964). A new look at 37 years of research. *Vision Research*, 4, 63-74.
- Wyszecki, G. and Stiles, W.S. (1982). *Color science*, 2nd edition. Wiley, New York.
- Yabus, A.L. (1967) *Eye Movements and Vision*. Plenum Press, New York.
- Yager, D. and Taylor, E. (1970). Experimental measures and theoretical account for hue scaling as a function of luminance. *Perception and Psychophysics*, 7, 360-364.
- Zegers, R.T.S.J. and LaDriere, M.L. (1964). The effect of wavelength on the area-intensity function of the human fovea. *Vision Research*, 4, 375-389.
- Zeki, S. and Shipp, S. (1988). The functional logic of cortical connections. *Nature*, 335, 311-317.
- Zrenner, E. (1983). *Neurophysiological Aspects of Color Vision in Primates*. Springer, Berlin.
- Zrenner, E. (1985). A new concept for the contribution of retinal colour-opponent ganglion cells to hue discrimination and colour constancy: the zero signal detector. In *Central and Peripheral Mechanisms of Colour Vision* (Eds. Ottoson D. and Zeki, S.) Macmillan, New York.
- Zrenner, E. and Gouras, P. (1981). Characteristics of the blue sensitive cone mechanism in primate retinal ganglion cells. *Vision Research*, 21, 1605-1609.